

WELLENAUSBREITUNG
IN NEURONALEN FELDERN
MIT RETARDIERTER WECHSELWIRKUNG

Von der Fakultät für Mathematik, Naturwissenschaften und Informatik
der Brandenburgischen Technischen Universität Cottbus

zur Erlangung des akademischen Grades

Doktor der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

genemigte Dissertation

vorgelegt von

Diplom-Physikerin
MIHAELA ENCULESCU

geboren am 13.06.1979 in Bukarest

Gutachter: PROF. DR. MICHAEL BESTEHORN

Gutachter: PROF. DR. ARMIN FUCHS

Gutachter: DR. VIKTOR JIRSA

Tag der mündlichen Prüfung: 15. Dezember 2006

INHALT

Vorwort	1
1 Das Neuronale-Feld-Modell	3
1.1 Physikalische Beschreibung biologischer Systeme	3
1.2 Elektrische Eigenschaften der Nervenzelle	5
1.3 Signalübertragung an der Synapse	7
1.4 Informationsverarbeitung in der Nervenzelle	8
1.5 Das Neuronale-Feld-Modell	9
2 PDG - Formulierung	13
2.1 Eindimensionale Modelle	13
2.2 Verallgemeinerung auf mehrdimensionale Modelle	16
2.3 Anfangs- und Randbedingungen	17
2.4 Stationäre Lösungen	18
2.4.1 Homogene Lösungen und ihre lineare Stabilität	18
2.4.2 Nichttriviale stationäre Lösungen	23
3 Laufende Wellen	26
3.1 Eine Transformation auf eine mitbewegte Koordinate	26
3.2 Eine Transformation auf nicht-verzögerte Systeme	26
3.3 Exakt lösbare Modelle	27
3.3.1 Fronten	30
3.3.2 Pulse	36
3.4 Linearisierte Gleichungen	39
3.5 Numerische Lösungen	45
4 Ein verallgemeinertes Ginzburg-Landau Funktional	56
4.1 Ein Energiefunktional für das Neuronale-Feld-Modell	56
4.2 Physikalische Interpretation der Welleneigenschaften	58
5 Numerische Methode	60
5.1 Ein inhomogenes hyperbolisches System	60
5.2 Das Godunov-Verfahren	62
5.2.1 Das Riemann-Problem für lineare 2×2 Systeme	64
5.2.2 Die CFL-Bedingung	65
6 Ausblick auf das zweidimensionale Modell	66
6.1 Lineare Stabilität homogener Lösungen	66
6.2 Beispiel für die Dynamik einer einfachen Grenze	68
Zusammenfassung	71

Anhang	73
A.1 Fourier-Darstellungen Greenscher Funktionen	73
A.2 Integrationskerne für laufende Wellen	75
A.3 Komplementäre Lösungen in dem Θ -Modell	77
A.4 Ausbreitungsrichtung einer Front	77
A.5 Variation des nicht-lokalen Ginzburg-Landau Funktional	80
A.6 Energie der Anfangsverteilung	80
Literaturverzeichnis	82

VORWORT

Kontinuumsmodelle von neuronalen Netzen helfen bei dem Verständnis der Dynamik elektrischer Aktivität, die in präparierten Schichten von Hirngewebe gemessen werden kann. Ein wesentlicher Aspekt dieser Dynamik betrifft die Ausbreitung von Aktivität in Form von Wellen. Es ist möglich, präparierte Schichten vom Kortex, Hippokampus, Thalamus sowie Rückenmark lebender einfachster Wirbeltiere durch Einbringen von Elektroden elektrisch zu stimulieren (vgl. [Go1, Kim, Mil]). In verschiedenen experimentellen Situationen führt dies zur Ausbreitung der elektrischen Aktivität außerhalb des stimulierten Gebietes, die durch weitere Elektroden aufgezeichnet und visualisiert werden kann (vgl. [Con, Gra]). Die beobachteten Wellen breiten sich mit einer Geschwindigkeit von etwa 0.06 ms^{-1} aus, die ungefähr eine Größenordnung kleiner als die Leitungsgeschwindigkeit von Aktionspotentialen entlang der Axonen ist (vgl. [Br1]).

Die ersten Versuche, die neuronale Aktivität mit Hilfe von Kontinuumsmodellen zu beschreiben, stammen von Beurle (1950) und Griffith (1960), und wurden von Wilson und Cowan (1970) durch die Einführung von inhibitorischen und exzitatorischen Neuronenpopulationen sowie refraktärer Perioden erweitert. Eine historische Übersicht der seitdem entwickelten Modelle und Techniken findet sich in [Cow].

In dieser Arbeit betrachten wir eine von Coombes et al. in [Co2] vorgeschlagene neuronale Feldgleichung:

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^{\infty} \eta(t - t') w(x - x') f \left[u \left(x', t' - \frac{|x - x'|}{v} \right) \right] dx' dt'.$$

Im Gegensatz zu anderen, detaillierten biophysikalischen Betrachtungen, die über eine große Anzahl anzupassender Parameter verfügen, stellt diese Gleichung ein Minimalmodell dar, das nur die wesentlichen Merkmale eines neuronalen Netzes beibehält: Die nicht-lokalen synaptischen Verbindungen sowie die Zeitverzögerung bei der Kommunikation zwischen Zellen, die abstandsabhängig ist. Die Einschränkung auf nur wenige variable Parameter erlaubt präzisere analytische Aussagen und entlastet den Aufwand bei der numerischen Simulation von Lösungen. Dennoch lassen sich mit diesem Modell komplexe Wellenausbreitungsphänomene beschreiben, von denen ausgewählte in dieser Arbeit behandelt werden.

Bereits in [Er2] wurde gezeigt, daß die erwähnte neuronale Feldgleichung ohne Retardierung (d.h. für $v \rightarrow \infty$) die Ausbreitung von Fronten (monotone Lösungen, die zwei stabile Fixpunkte verbinden) aufrecht erhält. Dies wurde auch auf das retardierte Modell in [Co2] verallgemeinert. Mit einer solchen Frontlösung läßt sich die Dynamik einer einfachen Grenze zwischen aktiven und inaktiven Bereichen eines neuronalen Präparats modellieren. In dieser Arbeit zeigen wir, daß die genannte Feldgleichung auch die Bildung von laufenden Pulsen erlaubt, welche die Ausbreitung lokalisierter Aktivitäten im präparierten Hirngewebe modellieren. Im Gegensatz zu den Fronten stellt sich dabei heraus, daß die vom Modell berücksichtigte Zeitverzögerung (*retardierte Wechselwirkung*) bei der interneuronalen Kommunikation ausschlaggebend für die Existenz der Pulslösungen ist.

Die Arbeit ist wie folgt aufgebaut: Im nächsten Kapitel wird die oben genannte Modellgleichung eingeführt und begründet. Im Kapitel 2 wird gezeigt, daß für spezielle Integrationskerne die Modellgleichung einem System von partiellen Differentialgleichungen äquivalent ist. Diese Formulierung des Modells bringt Vorteile, insbesondere für die numerische Analyse. Ebenfalls im Kapitel 2 werden die stationären Zustände des Systems und ihre lineare Stabilität untersucht. Die Hauptresultate dieser Arbeit befinden sich im Kapitel 3. Hier werden laufende Wellenlösungen der Modellgleichung analytisch und numerisch untersucht. Als Nebenresultat erhalten wir in Kapitel 4 ein Energiefunktional für das Neuronale-Feld-Modell im nichtretardierten Fall, das eine aufschlußreiche physikalische Interpretation der Welleneigenschaften ermöglicht. In Kapitel 5 wird die numerische Methode vorgestellt. Einige Ergebnisse zum zweidimensionalen Modell schließen die Arbeit ab.

Mein ganz besonderer Dank gilt meinem akademischen Lehrer Herrn Prof. Dr. Michael Bestehorn für seine vielfältige Unterstützung. Sein stetes Interesse an meinem Thema bereitete mir den Weg zu dieser Arbeit.

Herrn Prof. Dr. Jürgen Jost danke ich für das Ermöglichen eines Gastaufenthalts am Max-Planck-Institut für Mathematik in den Naturwissenschaften in Leipzig. Von den zahlreichen Seminaren und Diskussionen während dieser Zeit konnte ich bei der Entstehung dieser Arbeit sehr profitieren.

Bei meinen Kollegen vom Institut für Theoretische Physik der Brandenburgischen Technischen Universität Cottbus möchte ich mich für die anregende und freundschaftliche Atmosphäre bedanken.

1 DAS NEURONALE-FELD-MODELL

In diesem Kapitel wird nach einer kurzen Einleitung die integrale Form der Modellgleichung für ein neuronales Feld ausgehend von den grundlegenden elektrischen Eigenschaften einer Nervenzelle eingeführt.

1.1 PHYSIKALISCHE BESCHREIBUNG BIOLOGISCHER SYSTEME

Ob biologische Systeme denselben physikalischen Gesetzen wie die unbelebte Materie gehorchen, war den Naturforschern lange Zeit ungewiss. Natürlich ließen sich zum Beispiel die Gesetze der Newtonschen Mechanik auf makroskopischer Ebene auch auf lebende Organismen anwenden. Es gab aber wiederholt in der Geschichte der beiden Wissenschaften Zeiten der Unsicherheit, wo die Gesetze der Physik nicht ausreichend für eine vollständige Beschreibung lebender Materie schienen, oder man sogar Widersprüche zwischen physikalischen und biologischen Prinzipien gefürchtet hat.

Erste konkrete Gedanken über die Kompatibilität zwischen Physik und Biologie entstanden in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, angeregt von der Evolutionstheorie Darwins sowie der Formulierung des zweiten Hauptsatzes durch Boltzmann (vgl. [Sch] für einen historischen Überblick). Die postulierte Tendenz der unbelebten Materie, gegen ein thermodynamisches Gleichgewicht zu streben, wenn es sich selbst überlassen bleibt, schien sich zunächst nicht auf biologische Spezies übertragen zu lassen, welche eine bemerkenswerte Struktur über sehr viele Generationen aufrechterhalten können. Die Thermodynamik postulierte die Zunahme der Entropie, also der „Unordnung“; der Evolutionstheorie zufolge nimmt die Ordnung der Organismen im Laufe der Zeit dagegen zu. Dieser Konflikt wird durch die moderne Physik gelöst. Mit der Entwicklung der Nichtgleichgewichtsthermodynamik (vgl. [Kon]) und der Synergetik (vgl. [Ha1, Ha2]) wurde klar, daß Leben einen irreversiblen Prozess darstellt, welcher nur weit entfernt von einem thermodynamischen Gleichgewicht möglich ist. Wenn unter diesen Bedingungen die Produktion von Entropie minimal wird, so zeigte Prigogine, dann entsteht Ordnung, und es bilden sich sogenannte dissipative Strukturen (vgl. [Pri]). Auch was die Zunahme der Ordnung in der Evolution angeht, wurde die Kompatibilität mit den Gesetzen der Physik gezeigt: Wenn man einem System, das die Fähigkeit hat, sich mit geringer Fehlerrate selbst zu reproduzieren, kontinuierlich Energie und Materie zuführt, dann existiert in diesem offenen System eine Umsatzgrösse, die einem Maximum zustrebt (siehe [Eig]).

Erneute Zweifel an der Vollständigkeit einer möglichen physikalischen Beschreibung lebender Materie kamen um 1930 infolge zweier paralleler Entwicklungen: Die Wiederentdeckung der Mendelschen Vererbungsgesetze in der Biologie und die Formulierung der Quantenmechanik in der Physik. Das Interesse der Physiker für die neue Theorie, die Genetik, wurde geweckt - insbesondere nachdem Bohr, einer der Väter der Quantenmechanik und der Erfinder des Komplementaritätsprinzips, in seinem Vortrag „Licht und Leben“ aus dem Jahr 1932 die These aufstellte, Leben und Atomphysik seien zueinander komplementär, so wie Teilchen und Wellen in der Quantenmechanik. Er bezweifelte, daß Leben auf Physik reduzierbar sei, und ermutigte die Physiker, sich mit der physikalischen Struktur genetischer Informationen zu beschäftigen, um das noch unbekannte Gesetz, das des Lebens, zu finden. Zu diesem Zeitpunkt wurde

in der Biologie zwar von Genen gesprochen, ihre materielle Natur war aber völlig unbekannt, bis auf ihre Zugehörigkeit zu den Chromosomen, die unter dem Mikroskop gesehen werden konnten. Es war Delbrück, der 1935 zusammen mit Timoféeff und Zimmer, die revolutionäre These aufstellte, das Gen sei ein Makromolekül (vgl. [Tim]). Sie beriefen sich auf die Strahlungsexperimente von Herrmann Muller von 1927. Allerdings führte ihre Theorie zu keinem neuen Naturgesetz des Lebens, sondern vielmehr zu einer neuer Bestätigung der Quantenmechanik: Das, was ein Gen jahrhundertlang entgegen der Wärmebewegung unverändert zusammenhält, ist die chemische Bindung zum Molekül, und die seltenen Veränderungen oder Mutationen, die durch Strahlung hervorgerufen werden können, sind nichts anderes als Quantensprünge. Delbrücks These über die Molekularstruktur der Gene wurde insbesondere durch das Buch Schrödingers „Was ist Leben?“ populär und fand schließlich 1953 durch die Arbeit von James Watson und Francis Crick eine experimentelle Bestätigung. Zumindest auf dem Gebiet der Genetik funktioniert also das Leben nach den Gesetzen der Quantenmechanik.

Heute scheint sich die Frage nach dem „anderen Gesetz“ der Physik noch einmal verlagert zu haben: Wie einst die rätselhafte Natur der Gene ist es heute das Geheimnis des Bewusstseins, welches nach einer physikalischen Erklärung verlangt (siehe [Pen] für eine ausführliche Diskussion der möglichen Ansätze). In diesem Sinne hat sich die Erforschung des Gehirns mit mathematischen und physikalischen Mitteln in der letzten Zeit stark intensiviert. Obwohl sich das Funktionieren einzelner Nervenzellen ziemlich gut physikalisch erklären läßt, gibt es kaum Ansätze, wie das Gesamtergebnis ihrer Zusammenarbeit zustande kommen könnte. Dies liegt vor allem an der strukturellen Komplexität des Gehirns, das aus 10^{11} Neuronen besteht, die etwa 10^{15} Verbindungen miteinander eingehen können. In einer Hinsicht sind sich aber die Forscher einig: Die neue physikalische Beschreibung des Gehirns muss Platz für freien Willen und Kreativität lassen, die lange Zeit mit der deterministischen Sichtweise der klassischen Physik in Konflikt standen. Daher sucht man die Zutaten der neuen Theorie unter anderem auf dem Gebiet instabiler dynamischer Systeme sowie offener, sich selbstorganisierender Systeme (siehe auch [Pen, Pri, Ha3]).

Die Dynamik vieler gekoppelter Neuronen wird heutzutage auf unterschiedlichen Ebenen mit Hilfe verschiedenster Modelle untersucht (vgl. [Ha3]). Bei sogenannten Neuronalen-Feld-Modellen beschreibt man größere, zunächst homogen strukturierte Gewebestücke mit Hilfe kontinuierlicher, gemittelter Feldgrößen, welche die lokalen elektrischen Eigenschaften der einzelnen Zellen und Zellverbindungen widerspiegeln. Das modellierte neuronale Gewebe besteht aus sehr vielen Bausteinen, die in komplizierter Weise miteinander verbunden sind. Durch die Annahme einer kontinuierlichen Verteilung von Zellen wird einerseits die Komplexität des untersuchten Modells im Vergleich zum reellen Gehirn auf einige wichtige Eigenschaften reduziert. Andererseits läßt sich der Kontinuumsübergang durch verschiedene experimentelle Ergebnisse der Hirnforschung rechtfertigen. Experimentell läßt sich nur das gesamte elektromagnetische Feld des Gehirns messen, und nicht die Aktivität jeder einzelner Nervenzelle. Dadurch kann man experimentelle Ergebnisse besser mit Kontinuumsmodellen vergleichen, welche die Dynamik der Gehirnaktivität auf einer makroskopischen Ebene beschreiben.

In den nächsten Abschnitten werden wir das Funktionieren einer Nervenzelle und den Weg vom Neuron zum Neuronalen-Feld-Modell ausführlich beschreiben.

1.2 ELEKTRISCHE EIGENSCHAFTEN DER NERVENZELLE

Lebewesen besitzen ein mehr oder weniger entwickeltes Nervensystem. Das Nervensystem beinhaltet Zellen, die auf eine schnelle Übertragung von Information durch den Körper spezialisiert sind. Einerseits bekommt das Nervensystem Informationen über die äußere Welt (durch die Sinnesorgane) sowie über den inneren Zustand des Körpers (wie z.B. über die Körpertemperatur). Andererseits koordiniert das Nervensystem die Aktivitäten anderer Zellen, wie z.B. der Muskelzellen, die Bewegungen verursachen (siehe [Rob] für eine ausführliche Einleitung in die Neuroanatomie und Neurophysiologie).

Der Aufbau des Nervensystems aus einzelnen Bausteinen, den *Nervenzellen* oder auch *Neuronen* genannt, wurde am Anfang des 20. Jahrhunderts von dem spanischen Biologen Ramon y Cajal entdeckt. Er stellte fest, daß die Nervenzellen sich zwar im Aussehen stark unterscheiden können, jedoch alle dieselbe funktionale Struktur aufweisen: Sie besitzen alle einen Zellkörper, der einen *Kern* enthält, weiter eine sehr lange, tubenförmige Verlängerung des Zellkörpers, das *Axon*, sowie mehrere, oft sehr verzweigte kleinere Verlängerungen, die *Dendriten*.

Die Dendriten und der Zellkörper sind auf das Empfangen von Information spezialisiert, während das Axon Signale vom Zellkörper zu anderen Nervenzellen transportiert. Axone sind sehr dünn (weniger als $1\ \mu m$) und bis zu $1\ m$ lang im menschlichen Körper. An dem freien Ende verzweigen sich die Axone und bilden an den Kontakten zu den anderen Nervenzellen Verdickungen. Die Kontakte zwischen dem Axon eines Neurons und der Dendrite oder dem Zellkörper eines anderen Neurons werden *Synapsen* genannt; diese besitzen eine komplexe Struktur, die erst unter dem Elektronenmikroskop sichtbar wird.

Die Beobachtung, daß die Aktivität des Nervensystems elektrischer Natur ist, wurde in der Mitte des 18. Jahrhunderts, lange vor der Entdeckung des Neurons, von Luigi Galvani gemacht. Die Leitung elektrischer Signale in Neuronen basiert auf der speziellen Struktur der Axonenmembran sowie auf den Unterschied in der chemischen Zusammensetzungen der Flüssigkeiten auf beiden Seiten dieser Membran. Sowohl im Inneren, als auch im Äußeren der Nervenzelle befinden sich verschiedene Ionen in unterschiedlichen Konzentrationen: Im Ruhezustand, wenn das Neuron nicht aktiv ist, befinden sich im Inneren eines Axons K^+ Ionen und negativ geladene organische Ionen in hoher Konzentration sowie Cl^- -Ionen und Na^+ -Ionen in geringeren Konzentrationen. Außerhalb der Zelle sind die Konzentrationsverhältnisse dagegen umgekehrt (siehe Skizze in Abb. 1.1).

Bedingt durch die unterschiedlichen Konzentrationen der Ionen ist im Ruhezustand das Innere des Axons relativ zum Äußeren negativ geladen. Die Potentialdifferenz zwischen der äußeren und der inneren Seite der Membran beträgt etwa $-70\ mV$.

Na^+ -, K^+ - und Cl^- -Ionen können unter Umständen die Membran des Axons an speziellen Stellen, sogenannten *Kanälen*, überqueren. An solchen Stellen befinden sich

äußere Flüssigkeit	$c(K^+) = 20,$	$c(Na^+) = 440$
	$c(Cl^-) = 560,$	$c(A^-) = 0$
Axon innere Flüssigkeit	$c(K^+) = 400$	
	$c(Na^+) = 50$	
	$c(Cl^-) = 52$	
	$c(A^-) = 385$	

Abb. 1.1: Typische Ionenkonzentrationen c , gemessen in $mmol/l$, im Inneren und Äußeren eines Axons im Ruhezustand. A^- steht für die negativ geladenen organischen Ionen. Die Ionenkonzentrationen bestimmen neben anderen Faktoren das Potential der Membran.

komplexe Proteinmoleküle, die ihre Form mit der Polarisierung der Membran ändern können. Im Ruhezustand sind nur die K^+ - und Cl^- -Kanäle offen, die Na^+ -Kanäle sind dagegen geschlossen. Auf die sich durch die Membran frei bewegenden K^+ - und Cl^- -Ionen wirken zwei Kräfte: Einerseits gibt es eine diffusive Kraft, die den unterschiedlichen Konzentrationen auf beiden Seiten der Membran entgegen wirkt und so z.B. die K^+ Ionen nach außen treibt; Andererseits wirkt auf beide Ionentypen durch das Membranpotential eine der diffusiven Kraft entgegengesetzte elektrische Kraft, welche die K^+ -Ionen wieder nach innen treibt. Da sich die diffusive Kraft und die elektrische Kraft kein Gleichgewicht halten, sorgt ein innerer, energieaufwendiger Mechanismus der Zelle dafür, daß die Ionenkonzentrationen im Inneren der Zelle konstant bleiben.

Legt man an einer Stelle der Axonenmembran eine positive Spannung an, so wächst das Membranpotential an dieser Stelle leicht an, die Membran wird depolarisiert. Wenn diese Depolarisation jedoch eine gewisse Schwelle erreicht, ändert sich die Struktur der Proteinmoleküle, welche die Na^+ -Kanäle bilden, und die Membran wird für die Na^+ -Ionen durchlässig. Auf die sich nun frei bewegenden Na^+ -Ionen wirken die diffusive und die elektrische Kraft in gleicher Richtung und treiben zusammen die Na^+ -Ionen ins Innere des Axons. Da jetzt die Konzentration der positiven Na^+ -Ionen stark ansteigt, wird die Membran schlagartig depolarisiert, und das Membranpotential wächst. Das Öffnen der Na^+ Kanäle ist jedoch nur vorübergehend. Diese schließen sich nach einer kurzen Zeit (von der Größenordnung einer ms) wieder, und die Membran wird anschließend wieder polarisiert.

Die kurzzeitige Depolarisation der Axonenmembran wird *Aktionspotential* genannt. Abbildung 1.2 zeigt einen typischen Verlauf eines solchen Potentials.

Die Depolarisation der Axonenmembran an einer gegebenen Stelle beeinflusst die Nachbarregionen der Membran. Stimuliert man das Axon künstlich, z.B. durch das Einbringen einer Elektrode, so breiten sich von der stimulierten Stelle zwei Aktionspotentiale nach beiden Seiten der Depolarisationsquelle. Auf natürlicher Weise entstandene Aktionspotentiale breiten sich jedoch nur in eine Richtung der Membran aus. Der Grund findet sich bei den Na^+ -Kanälen: Nachdem sie sich infolge der Depolarisation öff-

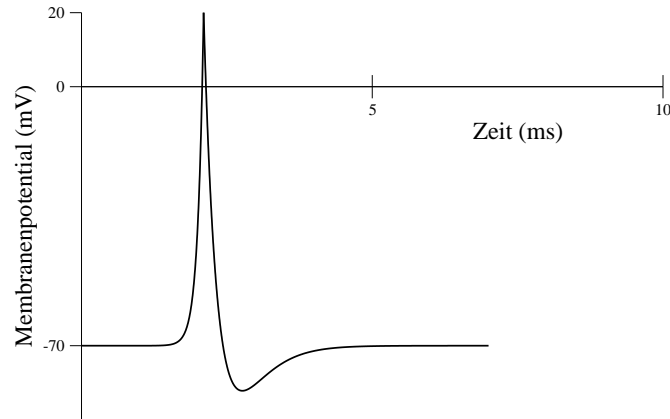


Abb. 1.2: Beispiel für ein Aktionspotential.

net, das Aktionspotential produziert und sich wieder verschlossen haben, lassen sich die Na^+ -Kanäle für eine gewisse Zeit nicht wieder öffnen. Ein Umkehren eines Aktionspotentials, das sich zum Beispiel vom Zellkörper des Neurons aus auf dem Axon ausbreitet, wird unmöglich.

Die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Aktionspotentiale entlang der Axonen hängt von mehreren Faktoren ab. Ein wichtiger Faktor ist der Radius des Axons: Je dicker das Axon, desto schneller die Leitungsgeschwindigkeit. Ein weiterer entscheidender Faktor ist die äußere Schicht der Axonen. Längere Axonen, die entfernte Zonen miteinander verbinden, sind von einer isolierenden Schicht aus einer fettigen Substanz umgeben, sogenanntes *Myelin*. Myelin verhindert den Austausch von Ionen an der Membran des Axons. Zwischen den sukzessiven, etwa $1 - 2 \text{ mm}$ langen Myelin-Abschnitten befinden sich kurze, etwa $2 \mu\text{m}$ lange freie Abschnitte der Membran, die *Ranvier-Knoten* genannt werden. Trotz ihrer kurzen Länge sind die Membranstücke in den Ranvier-Knoten reich an Na^+ -Kanälen. Wegen der Isolierung in den Myelin-Abschnitten ist eine kontinuierliche Ausbreitung des Aktionspotentials nicht möglich - das Aktionspotential „springt“ dagegen von einem Knoten zum anderen. Diese Transportweise der Aktionspotentiale erhöht die Ausbreitungsgeschwindigkeit erheblich.

1.3 SIGNALÜBERTRAGUNG AN DER SYNAPSE

Während die Leitung der Signale entlang den Axonen auf den Austausch elektrisch geladener Ionen zwischen der inneren und äußeren Seite der Membran basiert, ist die Transmission von Information an der Synapse chemischer Natur. An der Synapse kommen sich die Membranen zweier Nervenzellen sehr nah (etwa 20 nm). Trotzdem werden die vom präsynaptischen, d.h. ursächlichen Axon ankommenden Aktionspotentiale nicht einfach an die postsynaptische Dendrite weitergegeben. Vielmehr wird an einer Synapse die Frequenz der einlaufenden Aktionspotentiale in eine gradierte Freisetzung von chemischen Substanzen in den Synapsenraum übersetzt.

Am synaptischen Ende eines Axons befinden sich Ca^{2+} -Kanäle, die wie die oben beschriebenen Na^{+} -Kanäle funktionieren und von dem Membranpotential gesteuert sind. Wenn ein Aktionspotential das Ende eines Axons erreicht, öffnen sich die Ca^{2+} -Kanäle in der präsynaptischen Membran. Da die Konzentration der Ca^{2+} -Ionen im Außenraum normalerweise größer als in seinem Inneren ist, diffundieren Ca^{2+} -Ionen in das Innere der präsynaptischen Zelle. Hier befinden sich viele kleine Vorratsbläschen, die mehrere tausend Moleküle von gewissen chemischen Substanzen, sogenannte *Neurotransmitter*, beinhalten. Die Bläschen befinden sich in ständiger Bewegung und setzen den Neurotransmitter frei, wenn sie mit der präsynaptischen Membran in Kontakt kommen. Im Ruhezustand gibt es relativ wenig solche Kollisionen, und eine relativ geringe Menge des Neurotransmitters wird in die Synapse freigesetzt. Die Erhöhung der Ca^{2+} -Konzentration bei der Ankunft eines Aktionspotentials erhöht die Anzahl der Kollisionen zwischen Membran und Bläschen und verursacht daher die Freisetzung zusätzlicher Neurotransmitter in den Synapsenraum. Die Neurotransmittermenge im Synapsenraum ist somit quantifiziert: Je mehr Aktionspotentiale ankommen, desto mehr Bläschen setzen ihren festen Inhalt an Neurotransmitter in die Synapse frei. Mit dem Freisetzen von Neurotransmitter beginnt sofort auch der umgekehrte Prozeß: Die Nervenzelle besitzt Mechanismen, die ihr die Rückgewinnung des Neurotransmitters aus dem Synapsenraum erlauben. Dieser wird wieder für den nächsten Einsatz im präsynaptischen Neuron gespeichert. Dadurch wird erreicht, daß die postsynaptische Zelle ein scharfes Signal erhält, da die Synapse nie mit Neurotransmitter überflutet wird.

Auf der anderen Seite der Synapse befinden sich in der postsynaptischen Membran Rezeptoren, die die Neurotransmittermoleküle erkennen und auffangen können. Zum einen gibt es *postsynaptische Rezeptoren*, die selber Ionen-Kanäle darstellen. Diese Rezeptoren ändern ihre Form, wenn ein Neurotransmittermolekül gebunden wird, so daß die postsynaptische Membran für eine bestimmte Art von Ionen durchlässig wird. Der zweite Typ von Rezeptoren reagiert auf den Neurotransmitter durch die Produktion weiterer Botenstoffe, die wiederum Ionenkanäle in der postsynaptischen Membran öffnen oder schließen können. Durch das Öffnen der Ionenkanäle ändert sich nun die Ladungsverteilung auf beiden Seiten der postsynaptischen Membran, und damit wird das postsynaptische Membranpotential erhöht oder gesenkt. Die Kombination Neurotransmitter/Rezeptor bestimmt, ob die Synapse *exzitatorisch* oder *inhibitorisch* ist, d.h. ob die postsynaptische Membran zusätzlich polarisiert oder depolarisiert wird.

Wichtig bei der synaptischen Transmission von Signalen ist die Tatsache, daß ein Aktionspotential mit einer gewissen Höhe und Dauer nicht einfach an die postsynaptische Zelle identisch weitergegeben wird. Das postsynaptische Potential hängt in erster Linie von der Häufigkeit der ankommenden Aktionspotentiale, und ferner von der Art der Synapse, d.h. erregend oder hemmend, ab.

1.4 INFORMATIONSPROZESSUNG IN DER NERVENZELLE

Die auf ihren Zellkörper und auf ihre Dendriten endenden Synapsen verändern das Membranpotential einer Nervenzelle in unterschiedlicher Weise und zu verschiedenen Zeiten. Die ankommenden Signale werden auf der Ebene der Nervenzelle verarbeitet, wo es eventuell zur Bildung eines neuen Aktionspotentials kommt. Es handelt sich

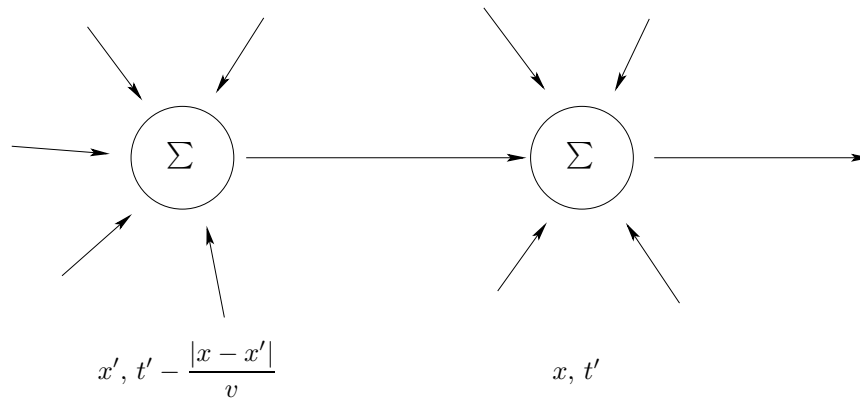


Abb. 1.3: Zur Erläuterung des Modells: Ein zur Zeit t' an der Stelle x ankommendes Aktionspotential wurde bei x' bereits zur Zeit $t' - |x - x'|/v$ ausgelöst.

dabei um eine zeitliche und räumliche Summation: die Effekte aller Aktionspotentiale, die zu verschiedenen Zeiten ankommen und von verschiedenen Synapsen stammen, werden in der Nervenzelle aufsummiert.

Der Effekt eines einzigen ankommenden Aktionspotentials wird nach einer kurzen Verzögerung (das ist die Zeit, bis zu welcher der Neurotransmitter freigesetzt und von den Rezeptoren eingefangen wird) in dem Potential der postsynaptischen Zelle bemerkbar und sinkt danach exponentiell ab. Der Effekt eines einzigen depolarisierenden Aktionspotentials ist allerdings zu schwach und durch das zeitliche Abklingen wird dieses normalerweise kein Aktionspotential in der postsynaptischen Zelle verursachen. Erreicht aber in der Gesamtwirkung aller exzitatorischen und inhibitorischen Synapsen die Depolarisation der postsynaptischen Zelle die oben besprochene Schwelle, die das Öffnen der Na^+ -Kanäle bewirkt, so bildet sich in der postsynaptischen Zelle ein neues Aktionspotential, das sich entlang des Axons weiter ausbreitet, und der oben erläuterte Mechanismus wird wiederholt.

1.5 DAS NEURONALE-FELD-MODELL

Wir beschreiben die Aktivität eines homogenen Nervennetzes durch eine phänomenologische Variable $u(x, t)$, welche die lokale Depolarisation oder Aktivität der Zelle am Ort x zur Zeit t repräsentieren soll.

Die Schlüsselrolle bei der Modellierung eines solchen Netzes spielt die sogenannte *Frequenzfunktion* (auf Englisch *firing rate function*), welche die Frequenz f der in einer Zelle entstehenden Aktionspotentiale als Funktion der Depolarisation u der Zellmembran angibt. Wir nehmen an, daß eine Zelle zwei Zustände haben kann: Im *inaktiven* Zustand ist die Depolarisation der Membran nicht ausreichend für das Entstehen eines Aktionspotentials, die Frequenz der Aktionspotentiale ist also Null. Erreicht die Depolarisation eine gewisse Schwelle, dann wird die Zelle *aktiv*, indem Aktionspotentiale

mit einer konstanten Frequenz ausgelöst werden. Diese Frequenz wird deswegen als konstant angenommen, weil der zeitliche Abstand zwischen zwei Aktionspotentialen nur von der Dauer der refraktären Periode für das Öffnen der Na^+ -Kanäle in der Axonenmembran abhängt, und nicht von dem Wert des Membranpotentials, solange dieser Wert über die Schwelle liegt. Eine solche Beschreibung setzt voraus, daß sich die Depolarisation $u(x, t)$ nur langsam im Vergleich zum typischen Zeitintervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Aktionspotentialen verändert: Nur wenn der Abstand zwischen den Aktionspotentialen klein genug auf der Zeitskala ist, die durch die Dynamik der Depolarisation definiert wird, kann man von einer momentanen Frequenz der Aktionspotentiale sprechen.

Hätte man identische Zellen, dann ließe sich $f(u)$ durch eine sogenannte Θ -Funktion angeben:

$$f(u) = \begin{cases} 0 & \text{für } u < h \\ 1 & \text{für } u \geq h \end{cases},$$

wobei die Frequenz der entstehenden Aktionspotentiale im aktiven Zustand auf 1 normiert und die Schwelle für das Entstehen eines Aktionspotentials mit h bezeichnet wurden. Diese Schwelle variiert jedoch bei verschiedenen Zellen einer Nervenpopulation geringfügig um einen Mittelwert. Deshalb wird für die Frequenz der entstehenden Aktionspotentiale eine geglättete Θ -Funktion angenommen. In der Literatur wird diese Frequenz oft durch die Sigmoid-Funktion

$$f(u) = \frac{1}{1 + \exp[-\beta(u - h)]} \quad (1.1)$$

modelliert. Dabei repräsentiert h den Mittelwert der Depolarisationsschwelle für das Entstehen eines Aktionspotentials, und β ist ein Maß für die Abweichungen der Neuronenpopulation von diesem Mittelwert. Der Grenzfall $\beta \rightarrow \infty$ bedeutet, daß alle Neuronen dieselbe Schwelle aufweisen. Je flacher die Sigmoidfunktion, desto größer sind die Abweichungen vom Mittelwert.

Sei am Ort x ein Neuron, welches mit einem zweiten Neuron in x' synaptisch verbunden ist. Bedeuten v die mittlere Ausbreitungsgeschwindigkeit der Aktionspotentiale entlang der Axonen und t' die Ankunftszeit des Aktionspotentials an der Zelle in x , dann wurde das Aktionspotential bei x' bereits zur Zeit $t' - |x - x'|/v$ ausgelöst (siehe Bild 1.3). Die Frequenz der bei x und t' von der Zelle in x' ankommenden Aktionspotentiale ist demzufolge

$$f \left[u \left(x', t' - \frac{|x - x'|}{v} \right) \right].$$

Ein ankommendes Aktionspotential bewirkt eine Änderung des Membranpotentials bei x und damit der Variablen u an dieser Stelle. Der Effekt eines einzigen Aktionspotential, das zur Zeit t' ankommt, wirkt sich zu späteren Zeitpunkten t unterschiedlich aus, und zwar für große $t - t'$ abnehmend. Sei $\eta(t - t')$ der absolute Betrag der postsynaptischen Potentialänderung bei t , die von einem zur t' ankommenden Aktionspotential verursacht wird. In der Literatur (vgl. [Hu2, Co2]) werden für $\eta(t - t')$ zwei Möglichkeiten berücksichtigt: entweder eine monoton abfallende Funktion, oder eine

Funktion, die für kleine $t - t'$ zunächst ansteigt, und nach Erreichen eines Maximums für große $t - t'$ wieder abnimmt. Die zweite Wahl berücksichtigt die Zeitverzögerung an der Synapse zwischen der Ankunft eines Aktionspotentials und das Erreichen des Maximums an freigesetzten Neurotransmitter in den Synapsenraum.

Betrachtet man ein kleines Zeitintervall dt' und eine bestimmte Synapse (zwischen den Zellen bei x' und x), dann ist die Anzahl der zwischen t' und $t' + dt'$ bei x ankommenden Aktionspotentiale, die von x' stammen, gegeben durch

$$f \left[u \left(x', t' - \frac{|x - x'|}{v} \right) \right] dt'.$$

Diese Aktionspotentiale bewirken zu späteren Zeitpunkten $t > t'$ eine Änderung des postsynaptischen Membranpotentials, die im Betrag durch

$$\eta(t - t') f \left[u \left(x', t' - \frac{|x - x'|}{v} \right) \right] dt'$$

gegeben ist.

Weiterhin müssen die Art der Synapse (exzitatorisch oder inhibitorisch) und die räumliche Dichte der synaptischen Verbindungen berücksichtigt werden. Sei $w(x - x')$ die mit ± 1 gewichtete Wahrscheinlichkeitsdichte, daß die Zellen x und x' miteinander synaptisch verbunden sind. Dabei gibt das Vorzeichen von w die Art der Synapse wieder: $+1$ für exzitatorische und -1 für inhibitorische Synapsen. Damit stellt

$$|w(x - x')| dx'$$

die Wahrscheinlichkeit dar, daß die Zelle x mit der Zelle x' synaptisch verbunden ist. Schließlich erhalten wir mit

$$w(x - x') dx' \eta(t - t') f \left[u \left(x', t' - \frac{|x - x'|}{v} \right) \right] dt'$$

die Änderung des Membranpotentials an der Stelle x zur Zeit t aufgrund einer synaptischen Verbindung mit x' , die bei $t' < t$ aktiv wurde.

In der Nervenzelle bei x erfolgt die räumliche und zeitliche Summation über die Potentialsänderungen an allen Synapsen x' zu allen Zeiten t' . Das Ergebnis gibt die lokale Depolarisation bei (x, t) . Wir erhalten also

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^{\infty} \eta(t - t') w(x - x') f \left[u \left(x', t' - \frac{|x - x'|}{v} \right) \right] dx' dt'. \quad (1.2)$$

Viele in der Literatur untersuchten neuronalen Feld-Modelle lassen sich in der Form (1.2) bringen. Dabei hat man eine Reihe von Freiheiten bei der Wahl der Kerne η und w , sowie der Parameter in f . In dieser Arbeit werden die Kerne η und w auf 1 normiert gewählt. Dies kann immer erreicht werden, da die Depolarisation u frei skalierbar ist.

Äußere Anregungen von Synapsen, die nicht vom betrachteten Netz stammen, sondern von dem Netz fremder Neuronen, lassen sich in dem Modell (1.2) ebenfalls berücksichtigen. Hierzu nimmt man an, daß durch die äußere Anregung das Membranpotential an der Stelle (x, t) zusätzlich zum netzzinneren postsynaptischen Potential $u(x, t)$ um eine Quantität $p(x, t)$ depolarisiert wird. Eine einzige, von außerhalb des Netzes stammende Synapse läßt sich zum Beispiel durch

$$p(x, t) = \delta(x - x_0)p(t)$$

modellieren, wobei x_0 der Ort auf dem Netz ist, an welchen die Synapse ankommt. Mit äußerer Anregung muß die Gleichung (1.2) entsprechend modifiziert werden, indem die Frequenz der ankommenden Aktionspotentiale gemäß

$$f[u(\dots)] \rightarrow f[u(\dots) + p(\dots)]$$

ergänzt wird.

Neuronale-Feld-Modelle haben sich bislang zur Erklärung verschiedener Experimente bewährt. Anfänglich hat man Bifurkationen von homogenen stationären Lösungen zur Modellierung spontan auftretender visueller Halluzinationen untersucht, wie u.a. in Ermentrout (vgl. [Er2, Er3]) oder Tass (in [Ta1, Ta2]). Eine Feldgleichung vom Typ (1.2) wurde auch zur Erklärung spontaner Phasenübergänge in Koordinationsexperimenten benutzt (vgl. [Ji1]). Schließlich untersucht man in der letzten Zeit die Mechanismen der Ausbreitung von Hirnaktivitäten, die mathematisch als laufende Wellenlösungen der Neuronalen-Feld-Gleichungen aufgefaßt werden können. Solche Lösungen wurden seit längerer Zeit untersucht (z.B. in [Er2]), die Effekte der Zeitverzögerung bei der Ausbreitung entlang den Axonen wurden jedoch lange vernachlässigt. Erst seit kurzem stehen retardierte Modelle und insbesondere die Ausbreitung von Wellen im Mittelpunkt (vgl. [Co2, Hu2]).

Eine kürzlich erschienene Übersichtsarbeit über Neuronale-Feld-Theorien [Co5] stellt die existierenden Modelle und Techniken vor. Es zeigt sich, daß man bei den Neuronalen-Feld-Modellen zwischen zwei äquivalenten Formulierungen der Grundgleichungen zu wählen hat: die oben hergeleitete Integralgleichung läßt sich für bestimmte Kerne w und η auf ein System von partiellen Differentialgleichungen transformieren. Dieser Übergang wird im nächsten Kapitel für verschiedene Modelle diskutiert, und auf bisher wenig betrachtete mehrdimensionale Modelle erweitert.

2 PDG - FORMULIERUNG

Durch die natürliche Verarbeitung der Aktionspotentiale auf der Ebene einer einzelnen Nervenzelle haben die Modellgleichungen von neuronalen Feldern die mathematische Form nichtlinearer, retardierter Integralgleichungen. Diese Darstellung hat zum Teil Vorteile, zum Beispiel wenn es darauf ankommt, das Fixpunktverhalten oder die Beschränktheit der Lösungen zu untersuchen. Andererseits ist eine numerische Untersuchung solcher Gleichungen wegen der Zeitverzögerungsterme unter dem Integral sehr mühsam. Daher sucht man nach äquivalenten einfacheren Darstellungen der Modellgleichungen. In diesem Kapitel wird gezeigt, daß sich unter Umständen die neuronale Feld-Gleichung auf ein System von lokalen partiellen Differentialgleichungen transformieren läßt. Dabei spielen die Art der Kopplung zwischen Neuronen (nur exzitatorisch oder auch inhibitorisch), sowie die räumliche geometrische Dimension des betrachteten Gewebe eine entscheidende Rolle für die Art und Ordnung der erhaltenen PDG-Systeme.

2.1 EINDIMENSIONALE MODELLE

In der Literatur (vgl. [Co2]) werden meist für den zeitlichen Integrationskern η Funktionen benutzt, welche als Greensche Funktion eines linearen Differentialoperators L interpretiert werden können, d.h. im Distributionssinne

$$L\eta(t) = \delta(t),$$

wobei $\delta(t)$ die Diracsche Deltafunktion bezeichnet. Beispiele hierfür sind die einseitige Exponentialfunktion

$$\eta_1(t) = \frac{1}{\tau} e^{-t/\tau} \Theta(t) \text{ mit } L_1 = 1 + \tau \partial_t,$$

oder die Funktion

$$\eta_2(t) = \frac{1}{\tau^2} t e^{-t/\tau} \Theta(t) \text{ mit } L_2 = (1 + \tau \partial_t)^2,$$

wobei Θ die Heaviside Theta-Funktion bezeichnet.

Mit den Notationen

$$\psi(x, t) := Lu(x, t) \text{ und } \rho(x, t) := f[u(x, t)], \quad (2.1)$$

erhalten wir durch Anwendung von L auf beiden Seiten von (1.2)

$$\psi(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} w(x - x') \rho \left(x', t - \frac{|x - x'|}{v} \right) dx'.$$

Die letzte Gleichung kann mit

$$G(x, t) := \delta \left(t - \frac{|x|}{v} \right) w(x)$$

in der Form

$$\psi(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} G(x - x', t - t') \rho(x', t') dx' dt'$$

geschrieben werden. Wir können die Faltungseigenschaft der letzten Gleichung ausnutzen, indem wir zu den Fouriertransformierten von ψ , G und ρ übergehen. Diese erfüllen die Gleichung

$$\tilde{\psi}(k, \omega) = \tilde{G}(k, \omega) \tilde{\rho}(k, \omega). \quad (2.2)$$

Hat die Fouriertransformierte $\tilde{G}(k, \omega)$ die Form

$$\tilde{G}(k, \omega) = \frac{A(k, \omega)}{B(k, \omega)}, \quad (2.3)$$

wobei A und B Polynomen in k und ω sind, so läßt sich (2.2) in der Form

$$B(k, \omega) \tilde{\psi}(k, \omega) = A(k, \omega) \tilde{\rho}(k, \omega)$$

umschreiben. Führt man nun in der letzten Gleichung die inverse Fouriertransformation durch, erhält man die partielle Differentialgleichung

$$\hat{B}(-i \partial_x, -i \partial_t) \psi(x, t) = \hat{A}(-i \partial_x, -i \partial_t) \rho(x, t). \quad (2.4)$$

Dabei bezeichnen \hat{A} und \hat{B} die Differentialoperatoren, die entstehen, wenn man formell in den entsprechenden Polynomen k durch $-i \partial_x$ und ω durch $-i \partial_t$ ersetzt. Zusammen mit der Definition von ψ hat man damit ein System von zwei partiellen, lokalen Differentialgleichungen, die dem nicht-lokalen Integralmodell (1.2) äquivalent sind.

Ob sich das neuronale Feld-Modell auf diese Art transformieren läßt, und wie die Gleichung (2.4) tatsächlich aussieht, hängt entscheidend von der Form von $\tilde{G}(k, \omega)$ ab, also schließlich von der Wahl des räumlichen Kerns $w(x - x')$ im Modell (1.2).

Im folgenden konzentrieren wir uns auf zwei Kerne, die mit den physiologischen Eigenschaften des Nervennetzes vereinbar sind und zu einer Darstellung der Form (2.3) führen:

1. Für ein nur aus exzitatorischen Synapsen bestehendes Netz wählen wir den normierten Exponentialkern

$$w(x - x') = \frac{1}{2\sigma} e^{-|x - x'|/\sigma}.$$

Die oben definierte Greensche Funktion besitzt die Fourierdarstellung (siehe (A.1) in Anhang):

$$\tilde{G}(k, \omega) = \frac{1 + i \frac{\omega}{\omega_0}}{\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0}\right)^2 + \sigma^2 k^2}.$$

Dabei wurde $\omega_0 = v/\sigma$ benutzt. Durch Einsetzen in (2.4) erhalten wir

$$\psi_{tt} - v^2 \psi_{xx} + 2\omega_0 \psi_t + \omega_0^2 \psi = \omega_0^2 \rho + \omega_0 \rho_t. \quad (2.5)$$

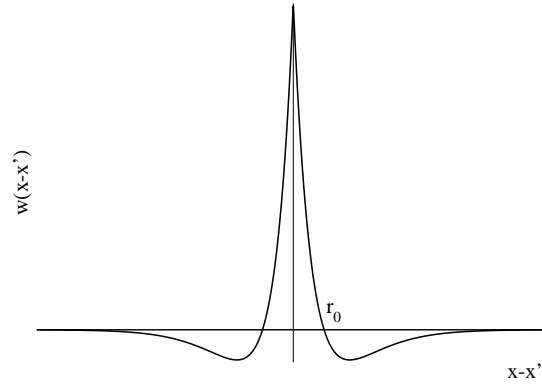


Abb. 2.1: Kern der räumlichen Summation bei einem Netz exzitatorischer und inhibitorischer Synapsen. Dabei ist die Reichweite der inhibitorischen Synapsen größer als die der exzitatorischen.

Diese Gleichung wurde zum ersten Mal von Jirsa und Haken im Spezialfall $\eta(t) = \delta(t)$ abgeleitet (siehe auch [Ji1, Ji2]) und zur theoretischen Erklärung eines Phasenübergangs bei den Fingerkoordinations-Experimenten von Kelso et al. eingesetzt (vgl. [Ke1, Ke2]).

Die Gleichung (2.5) hat die Struktur einer gedämpften Wellengleichung mit nichtlinearer Anregung. Wie in Kapitel 4 gezeigt wird, läßt sich diese Gleichung in Form eines Systems von zwei Erhaltungssätzen mit nichtlinearem Quellterm schreiben und in dieser Darstellung numerisch simulieren.

2. Für ein aus exzitatorischen und inhibitorischen Synapsen bestehendes Netz benutzen wir die normierte „Hexenhut“-Funktion (siehe Abb. 2.1)

$$w(x - x') = \left[2\sigma \left(1 - \frac{\sigma}{r_0} \right) \right]^{-1} \left(1 - \frac{|x - x'|}{r_0} \right) e^{-|x - x'|/\sigma}.$$

Es wird dabei angenommen, daß die inhibitorischen Synapsen eine längere Reichweite als die exzitatorischen Synapsen haben ($r_0 > \sigma$), und daher der Kern $w(r)$ für kleine r positiv, für große r negativ ist.

In diesem Fall haben wir (siehe (A.4))

$$\tilde{G}(k, \omega) = \frac{1}{1 - \frac{\sigma}{r_0}} \left\{ \frac{1 + i \frac{\omega}{\omega_0}}{\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0} \right)^2 + \sigma^2 k^2} - \frac{\sigma}{r_0} \frac{\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0} \right)^2 - \sigma^2 k^2}{\left[\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0} \right)^2 + \sigma^2 k^2 \right]^2} \right\},$$

und für (2.4) erhalten wir

$$\begin{aligned} \left[(\omega_0 + \partial_t)^2 - v^2 \partial_{xx} \right]^2 \psi &= \left[1 + \frac{r_0 \partial_t}{(r_0 - \sigma) \omega_0} \right] (\omega_0^2 \rho + 2\omega_0 \rho_t + \rho_{tt}) \\ &+ \left[\frac{r_0 + \sigma}{r_0 - \sigma} + \frac{r_0 \partial_t}{(r_0 - \sigma) \omega_0} \right] v^2 \rho_{xx}. \end{aligned} \quad (2.6)$$

Obwohl das Integralmodell praktisch eine identische Struktur wie das vorherige hat, und sich nur die räumlichen Kerne „gerinfügig“ unterscheiden, haben die äquivalenten PDG-Modelle eine ganz andere Struktur, und die erhaltene Gleichung ist im zweiten Fall viel komplizierter. Immerhin hat man aber mit einem lokalen PDG-Modell zu tun, wenn auch vierter Ordnung in Zeit und Ort.

Betrachtet man Lösungen mit speziellen Symmetrien, z.B. laufende Wellen oder zeitunabhängige Lösungen, so hat die PDG-Formulierung eindeutig Vorteile: Während man im ursprünglichen Modell immernoch eine nichtlineare Integralgleichung zu lösen hat, reduziert sich das PDG-Modell auf eine oder zwei gekoppelte gewöhnliche Differentialgleichungen. Die Konstruktion zeitunabhängiger Lösungen wird im Abschnitt 3 dieses Kapitels beschrieben, und ein auf die PDG-Formulierung basierendes Verfahren wird im Kapitel 4 für die numerische Simulation von laufenden Wellen entwickelt.

2.2 VERALLGEMEINERUNG AUF MEHRDIMENSIONALE MODELLE

In diesem Abschnitt wollen wir die Methode aus dem letzten Abschnitt auf die zwei- und dreidimensionalen Verallgemeinerungen der Gleichung (1.2) am Beispiel eines Netzes bestehend aus exzitatorischen Synapsen mit exponentiell abfallender Dichte anwenden. Wir wählen also den räumlichen Kern in der Form

$$w(\vec{r} - \vec{r}') = \frac{1}{N_d} e^{-|\vec{r} - \vec{r}'|/\sigma},$$

wobei die Normierungskonstante N_d von der Dimension abhängig ist. Aus

$$u(\vec{r}, t) = \int_{-\infty}^t \int_{\mathbb{R}^d} \eta(t - t') w(\vec{r} - \vec{r}') f \left[u \left(\vec{r}', t' - \frac{|\vec{r} - \vec{r}'|}{v} \right) \right] dt' d\vec{r}'$$

erhalten wir wie oben

$$\psi(\vec{r}, t) = \int_{\mathbb{R}^{d+1}} G_d(\vec{r} - \vec{r}', t - t') \rho(\vec{r}', t') d\vec{r}' dt',$$

mit der Greenschen Funktion

$$G_d(\vec{r}, t) = \delta \left(t - \frac{r}{v} \right) w(r).$$

In zwei Dimensionen gilt für ihre Fourier-Transformierte (siehe (A.2) im Anhang)

$$\tilde{G}_2(k_x, k_y, \omega) = \frac{1 + i \frac{\omega}{\omega_0}}{\left[\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0} \right)^2 + \sigma^2 (k_x^2 + k_y^2) \right]^{3/2}}.$$

In diesem Fall lässt sich wegen des gebrochenen Exponenten im Nenner kein exaktes PDG-Modell ableiten. Man kann jedoch den Nenner durch ein Polynom approximieren, z.B. bis zur 3. Ordnung

$$\left[\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0} \right)^2 + \sigma^2(k_x^2 + k_y^2) \right]^{3/2} \approx 1 + 3i \frac{\omega}{\omega_0} - 3 \frac{\omega^2}{\omega_0^2} - i \frac{\omega^3}{\omega_0^3} + \frac{3}{2} \sigma^2(k_x^2 + k_y^2),$$

und wir erhalten in dieser Approximation die PDG

$$\frac{1}{\omega_0} \psi_{ttt} + 3\psi_{tt} - \frac{3}{2} v^2 \Delta \psi + 3\omega_0 \psi_t + \omega_0^2 \psi = \omega_0^2 \rho + \omega_0 \rho_t. \quad (2.7)$$

Entwickelt man bis in höhere Ordnungen, um eine bessere Approximation zu erhalten, so erhöhen sich entsprechend auch die Ordnung der erhaltenen PDG und damit der numerische Aufwand. Ebenso müssen wir an die Lösung höhere Regularität voraussetzen.

Im Fall von 3 Raumdimensionen lässt sich das Integralmodell wieder exakt auf ein System von PDGen zurückführen. Wir haben jetzt (siehe (A.3))

$$\tilde{G}_3(k_x, k_y, k_z, \omega) = \frac{1 + i \frac{\omega}{\omega_0}}{\left[\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0} \right)^2 + \sigma^2(k_x^2 + k_y^2 + k_z^2) \right]^2}$$

und erhalten

$$\left[\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0} \right)^2 + \sigma^2(k_x^2 + k_y^2 + k_z^2) \right]^2 \tilde{\psi}(\vec{k}, \omega) = \left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0} \right) \tilde{\rho}(\vec{k}, \omega).$$

Nach Anwendung der inversen Fouriertransformation folgt schließlich

$$\left[\left(1 + \frac{\partial_t}{\omega_0} \right)^2 - \sigma^2 \Delta \right]^2 \psi(\vec{r}, t) = \left(1 + \frac{\partial_t}{\omega_0} \right) \rho(\vec{r}, t). \quad (2.8)$$

Mit der Dimension des betrachteten Netzes erhöht sich also die Ordnung der zugehörigen PDG.

Für das dreidimensionale Modell bringt die PDG-Formulierung eindeutig Vorteile. Das direkte numerische Lösen des ursprünglichen Modells setzt nämlich, unabhängig von der Methode, das Speichern des dreidimensionalen Feldes für die retardierten Zeiten voraus, während das PDG-Modell lokal in Raum und Zeit ist. Außerdem entfällt die Auswertung des Integrals, die numerisch aufwendig ist.

2.3 ANFANGS- UND RANDBEDINGUNGEN

Für eine numerische Betrachtung der oben hergeleiteten Systeme stellt sich natürlich die Frage nach den zulässigen Anfangs- und Randbedingungen. Betrachtet man die integrale Formulierung, die auf der direkten Modellbildung basiert, so findet man für die Variable u gewisse Einschränkungen:

Im Falle eines Netzes mit exzitatorischen Synapsen ist w positiv. Aus

$$u(\vec{r}, t) = \int_{-\infty}^t \int_{\mathbb{R}^d} \eta(t - t') w(\vec{r} - \vec{r}') f \left[u \left(\vec{r}', t' - \frac{|\vec{r} - \vec{r}'|}{v} \right) \right] dt' d\vec{r}'$$

folgt mit

$$0 \leq f[u] \leq 1$$

sowie aus der Tatsache, daß η und w normiert sind

$$0 \leq u(\vec{r}, t) \leq 1. \quad (2.9)$$

Gleichheit wird dabei nur für $\beta \rightarrow \infty$ angenommen, d.h. wenn die Frequenzfunktion f in eine Θ -Funktion übergeht.

Besteht das Netz aus gemischten Synapsen, dann erhält man direkt aus der integralen Modellgleichung die Ungleichung

$$|u(\vec{r}, t)| \leq \int_{\mathbb{R}^d} |w(\vec{r} - \vec{r}')| d\vec{r}'. \quad (2.10)$$

Um physikalisch interpretierbare Lösungen zu erhalten, muß in diesem Fall zusätzlich zur Normierbarkeit auch die absolute Integrabilität von w gefordert werden.

Mit (2.9) und (2.10) sind die Lösungen der integralen Modellgleichungen für alle zulässigen Kerne beschränkt. Bei der numerischen Integration der oben hergeleiteten PDGs muß dieser Wertebeich bei der Wahl der Anfangs- und Randbedingungen berücksichtigt werden.

2.4 STATIONÄRE LÖSUNGEN

Im weiteren Verlauf der Arbeit beschränken wir uns auf das eindimensionale System (2.5), (2.1) und untersuchen dieses in Kombination mit den zwei synaptischen Kernen η_1 und η_2 , die am Anfang des Abschnittes 2.1 gegeben sind. Der Hauptteil unserer Arbeit (Kapitel 3) beschäftigt sich mit der Existenz und mit Eigenschaften von laufenden Wellenlösungen. Doch zuvor wollen wir in diesem Abschnitt stationäre Zustände des Systems (2.5), (2.1) untersuchen.

2.4.1 HOMOGENE LÖSUNGEN UND IHRE LINEARE STABILITÄT

Wichtig für das Weitere sind insbesondere die *homogenen* Zustände sowie ihre Stabilität. Diese Zustände werden für die im nächsten Kapitel zu untersuchenden nichtlinearen Wellen eine besondere Rolle spielen.

Alle betrachteten Modelle reduzieren sich für *stationäre*, d.h. $u_t \equiv 0$, und *homogene* Zustände, d.h. $u_x \equiv 0$, auf die Fixpunktgleichung

$$\psi = f(\psi)$$

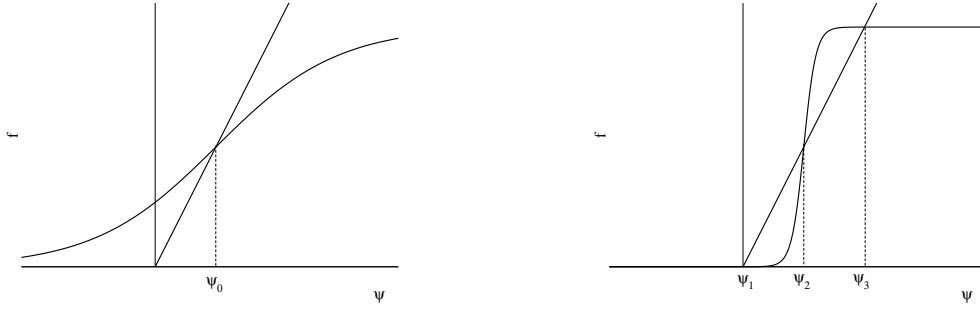


Abb. 2.2: Links: Für $\beta = 2$, $h = 0.5$ hat $f(\psi)$ nur einen Fixpunkt mit $f'(\psi_0) < 1$. Rechts: Für $\beta = 20$, $h = 0.5$ besitzt $f(\psi)$ drei Fixpunkte. In diesem Fall gelten $f'(\psi_1), f'(\psi_3) < 1$ und $f'(\psi_2) > 1$.

(unter Verwendung der in 2.1 angegebenen Differentialoperatoren L_1 und L_2). Diese kann, je nach den Werten der Parameter β und h , eine oder drei Lösungen besitzen (siehe Bild 2.2).

Mit einer stationären, homogenen Lösung $u_0 = \psi_0$ machen wir für eine Lösung von (2.5), (2.1) einen Störungsansatz

$$u(x, t) = u_0 + \bar{u}(x, t),$$

bzw.

$$\psi(x, t) = \psi_0 + \bar{\psi}(x, t).$$

Eingesetzt in (2.5) und (2.1) erhalten wir für kleine Störungen $\bar{u}(x, t)$, $\bar{\psi}(x, t)$ in linearer Näherung

$$\begin{aligned} L\bar{u} &= \bar{\psi}, \\ \bar{\psi}_{tt} - v^2 \bar{\psi}_{xx} + 2\omega_0 \bar{\psi}_t + \omega_0^2 \bar{\psi} &= \omega_0^2 \gamma \bar{u} + \omega_0 \gamma \bar{u}_t, \end{aligned} \tag{2.11}$$

wobei wir $\gamma = f'(\psi_0)$ gesetzt haben.

Für die Störungen \bar{u} , $\bar{\psi}$ machen wir weiter folgenden Fourier-Ansatz (vgl. [Be1])

$$\begin{aligned} \bar{u}(x, t) &= \int_{-\infty}^{\infty} A(k) e^{ikx} e^{\lambda t} dk, \\ \bar{\psi}(x, t) &= \int_{-\infty}^{\infty} B(k) e^{ikx} e^{\lambda t} dk \end{aligned}$$

und erhalten für die einzelnen Fouriermoden nach Einsetzen in (2.11)

$$\begin{aligned} P(\lambda(k))A(k) &= B(k), \\ \lambda^2 B(k) + v^2 k^2 B(k) + 2\omega_0 \lambda B(k) + \omega_0^2 B(k) &= \omega_0^2 \gamma A(k) + \omega_0 \gamma \lambda A(k), \end{aligned}$$

wobei wir mit $P(\lambda)$ das charakteristische Polynom von L bezeichnen. Wir haben also

$$\begin{aligned} P(\lambda)A(k) - B(k) &= 0, \\ \gamma\omega_0(\omega_0 + \lambda)A(k) - [(\omega_0 + \lambda)^2 + v^2k^2]B(k) &= 0. \end{aligned}$$

Damit ergibt sich folgende Bestimmungsgleichung für $\lambda(k)$:

$$P(\lambda)[(\omega_0 + \lambda)^2 + v^2k^2] = \gamma\omega_0(\omega_0 + \lambda).$$

Wir diskutieren mögliche Lösungen dieser Gleichung für die zwei am Anfang des Kapitels angegebenen Kerne η_1 und η_2 .

1. Für $\eta_1(t) = \frac{1}{\tau}e^{-t/\tau}\Theta(t)$ haben wir $P(\lambda) = 1 + \tau\lambda$, also erfüllen die Eigenwerte λ die Gleichung

$$(1 + \tau\lambda)[(\omega_0 + \lambda)^2 + v^2k^2] = \gamma\omega_0(\omega_0 + \lambda). \quad (2.12)$$

2. Für $\eta_2(t) = \frac{1}{\tau^2}te^{-t/\tau}\Theta(t)$ ist $P(\lambda) = (1 + \tau\lambda)^2$, und die obige Bestimmungsgleichung lautet

$$(1 + \tau\lambda)^2[(\omega_0 + \lambda)^2 + v^2k^2] = \gamma\omega_0(\omega_0 + \lambda). \quad (2.13)$$

Die charakteristischen Gleichungen (2.12) und (2.13) haben im allgemeinen komplexe Lösungen. Für die Stabilität der Fixpunkte ist das Vorzeichen von $\text{Re}(\lambda(k))$ relevant: Ist für mindestens eine Mode k ein $\text{Re}(\lambda(k))$ positiv, so ist der Fixpunkt instabil. Dabei ist das Wachstum der Störung durch die „instabilsten“ Moden mit

$$\text{Re}(\lambda(k_c)) = \text{maximal}$$

bestimmt. Für die weitere Untersuchung betrachten wir die Steigung γ der Nicht-linearität im Fixpunkt als Kontrollparameter und bestimmen denjenigen kritischen Wert von $\gamma(k)$, der zu einer Instabilität der Mode k führt.

Man ersieht aus der Definition von f , daß γ zwischen 0 und $\beta/4$ variieren kann: Aus (1.1) folgt, daß f die Ricattische Differentialgleichung

$$f'(u) = \beta f(1 - f)$$

erfüllt. Die rechte Seite erreicht ihr Maximum $\beta/4$ für $f(u) = 0.5$, und ihr Minimum 0 für $f(u) = 0$ oder $f(u) = 1$.

Für $\gamma = 0$ sind die charakteristischen Polynome zerlegbar, und in beiden Fällen erhalten wir

$$\lambda_1 = -\frac{1}{\tau}, \quad \lambda_{2,3} = -\omega_0 \pm iv|k|.$$

Dabei ist λ_1 in (2.13) eine doppelte Wurzel. Man erkennt, daß für alle k gilt

$$\text{Re}(\lambda(k)) < 0,$$

also sind die Fixpunkte für $\gamma = 0$ immer stabil.

Wir lassen nun den Kontrollparameter γ von 0 auf $\beta/4$ wachsen. Nach der typischen

Klassifikation kann eine Mode k auf zwei Arten instabil werden:

1. Bei einer monotonen Bifurkation wird $\lambda = 0$. Dies passiert für beide Zeitkerne bei

$$\gamma_c(k) = \frac{\omega_0^2 + v^2 k^2}{\omega_0^2} = 1 + \sigma^2 k^2.$$

Hat f nur einen Fixpunkt, so gelten für diesen $\gamma < 1 < \gamma_c$ und $\lambda(k) < 0$ für alle reellen Wurzeln $\lambda(k)$. Bei drei Fixpunkten $\psi_1 < \psi_2 < \psi_3$ gelten $f'(\psi_1), f'(\psi_3) < 1$ und $f'(\psi_2) > 1$ (siehe Bild 2.2). Im ersten Fall ist der einzige homogene Fixpunkt stabil bezüglich einer monotonen Bifurkation. Bei drei Fixpunkten ist aber der mittlere Fixpunkt instabil, und zwar bezüglich der Fourier-Moden mit

$$k^2 \leq \frac{f'(\psi_2) - 1}{\sigma^2}.$$

Da die homogene Mode $k = 0$ am instabilsten ist, führt diese Instabilität nicht zur Strukturbildung, sondern zum Erreichen einer der beiden anderen stabilen Fixpunkte, und zwar unabhängig von der genauen Wahl des Zeitkerns η .

2. Bei einer Hopf-Bifurkation ist der Eigenwert im kritischen Punkt komplex. Mit $\lambda = i\omega$ erhalten wir aus (2.12) durch Trennung von Real- und Imaginärteil

$$\begin{aligned} \omega_0^2 - \omega^2 + v^2 k^2 - 2\tau\omega_0\omega^2 &= \gamma_c\omega_0^2 \\ \tau\omega(\omega_0^2 - \omega^2 + v^2 k^2) + 2\omega\omega_0 &= \gamma_c\omega\omega_0. \end{aligned}$$

Das System kann nach ω und γ_c aufgelöst werden. Aus der erster Gleichung erhalten wir

$$\omega^2 = \frac{(1 - \gamma_c)\omega_0^2 + v^2 k^2}{1 + 2\tau\omega_0}.$$

Eingesetzt in die zweite liefert dies den kritischen Wert des Kontrollparameters

$$\gamma_c(k) = 2(1 + \tau\omega_0) + 2\frac{\tau^2}{1 + \tau\omega_0}v^2 k^2.$$

In diesem Fall wird wieder die homogene Mode $k = 0$ zuerst instabil, da $\gamma(k)$ bei $k = 0$ sein Minimum

$$\gamma_c(0) = 2(1 + \tau\omega_0)$$

annimmt. Wie man sieht, ist der kritische Wert γ_c immer größer als 1. Daraus schließen wir, daß für einen einzigen Fixpunkt, sowie für den linken und rechten Fixpunkt bei drei Fixpunkten, diese auch bezüglich einer oszillatorischen Bifurkation stabil sind. Lediglich der mittlere Fixpunkt bei drei Fixpunkten (rechtes Bild in Abb. 2.2) kann instabil werden, und zwar unter der Bedingung

$$\beta > 8(1 + \tau\omega_0). \quad (2.14)$$

Für eine oszillatorische Instabilität ist also erforderlich, daß die zwei Zeitskalen τ , gegeben durch die Verarbeitung der Signale an der Synapse, und ω_0 , gegeben durch das Verhältnis der axonalen Leitungsgeschwindigkeit v relativ zur Längenskala σ , gegenüber dem Anstieg β der Sigmoidfunktion an der Schwelle in einem bestimmten

Verhältnis stehen. Falls sie existiert, handelt es sich wieder um eine homogene Instabilität.

Wir untersuchen nun auf derselben Art die Hopf-Instabilität für den zweiten synaptischen Kern. Mit $\lambda = i\omega$ liefert die charakteristische Gleichung (2.13)

$$\begin{aligned} (1 - \tau^2\omega^2)(\omega_0^2 - \omega^2 + v^2k^2) - 4\tau\omega^2\omega_0 &= \gamma_c\omega_0^2 \\ 2\tau\omega(\omega_0^2 - \omega^2 + v^2k^2) + 2\omega\omega_0(1 - \tau^2\omega^2) &= \gamma_c\omega_0\omega. \end{aligned}$$

Aus der zweiten Gleichung folgt

$$\omega^2 = \frac{2\tau(\omega_0^2 + v^2k^2) + (2 - \gamma_c)\omega_0}{2\tau(1 + \tau\omega_0)},$$

und damit erhalten wir aus der ersten Gleichung für den kritischen Parameter

$$\tau\omega_0\gamma_c^2 + 2b_1(\tau\omega_0, \tau vk)\gamma_c + b_2(\tau\omega_0, \tau vk) = 0,$$

mit den polynomialen Koeffizienten

$$b_1(\tau\omega_0, \tau vk) = (1 - \tau\omega_0)[(1 + \tau\omega_0)^2 - \tau^2v^2k^2],$$

und

$$b_2(\tau\omega_0, \tau vk) = -4[(1 + \tau\omega_0)^2 + \tau^2v^2k^2]^2.$$

Damit läßt sich der kritische Kontrollparameter bestimmen:

$$\gamma_c(k) = \frac{1}{\tau\omega_0}(-b_1(\tau\omega_0, \tau vk) + \sqrt{\Delta(\tau\omega_0, \tau vk)}),$$

wobei

$$\begin{aligned} \Delta(\tau\omega_0, \tau vk) &= (1 - \tau\omega_0)^2[(1 + \tau\omega_0)^2 - \tau^2v^2k^2]^2 \\ &\quad + 4\tau\omega_0[(1 + \tau\omega_0)^2 + \tau^2v^2k^2]^2 > 0 \end{aligned}$$

ist. Die andere Wurzel entfällt, da $\gamma_c > 0$ sein muß. Der kritische Parameterwert γ_c ist ein Polynom in $\tau\omega_0$ und τvk . Die numerische Analyse dieser Abhängigkeit führt zu dem Ergebniss, daß γ_c für alle Werte von $\tau\omega_0$ sein Minimum bei $\tau vk = 0$ annimmt, und dieses Minimum ist für alle zulässigen Parameterwerte größer als 2 (vgl. Bild 2.3).

Das qualitative Verhalten des Systems gegenüber einer oszillatorischen Instabilität hat sich im Vergleich zum letzten Fall kaum geändert. Auch für diese Wahl des synaptischen Kerns erhalten wir eine homogene oszillatorische Bifurkation für den mittleren von drei Fixpunkten, falls diese existieren und die Bedingung (2.14) erfüllt ist.

Die lineare Stabilitätsanalyse zeigt, daß bei drei Fixpunkten der linke und der rechte stabil sind. Der mittlere Fixpunkt ist immer instabil gegenüber einer monotonen Bifurkation bei $k = 0$, hinzu kommt noch eine, ebenfalls homogene, oszillatorische Instabilität, wenn die Nichtlinearität steil genug ist.

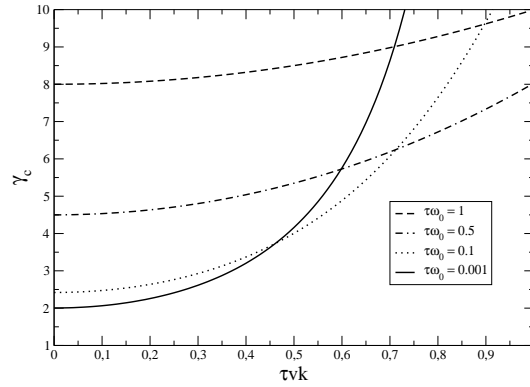


Abb. 2.3: Die Abhängigkeit des kritischen Parameters γ_c von k für verschiedene Werte von $\tau\omega_0$. γ_c hat ein Minimum bei $\tau vk = 0$ und erfüllt $\gamma_c \geq 2$.

2.4.2 NICHTTRIVIALE STATIONÄRE LÖSUNGEN

Für das im letzten Abschnitt betrachtete Modell können direkt aus der PDG-Formulierung auch inhomogene stationäre Lösungen berechnet werden: Für zeitunabhängige Lösungen folgt aus der Definition von ψ und ρ

$$u(x) = \psi(x) \text{ und } \rho(x) = f(\psi(x)).$$

Das Integralmodell reduziert sich also in diesem Fall auf eine einzige Differentialgleichung. Wir haben nun $\psi_x(x, t) = \psi'(x)$ und erhalten für (2.5)

$$-v^2 \psi'' + \omega_0^2 \psi = \omega_0^2 f(\psi), \quad (2.15)$$

die in der Form

$$\sigma^2 \psi'' = -V'(\psi)$$

geschrieben werden kann mit dem Potential

$$V(\psi) = \frac{1}{\beta} \ln \{1 + \exp[\beta(\psi - h)]\} - \frac{1}{2} \psi^2.$$

Offensichtlich gilt $V \rightarrow -\infty$ für $\psi \rightarrow \pm\infty$. Für die Form von V gibt es zwei Möglichkeiten:

1. Hat die Funktion f nur einen Fixpunkt ψ_0 , so ist dieser auch das einzige Maximum von V .
2. Besitzt f drei Fixpunkte ψ_i , $i = 1, 2, 3$, so hat V zwei Maxima und dazwischen ein Minimum (siehe Abb. 2.4).

Im ersten Fall ist der Fixpunkt von f auch die einzige physikalisch sinnvolle Lösung von (2.15), da die einzige beschränkte Lösung. Im zweiten Fall gibt es neben den

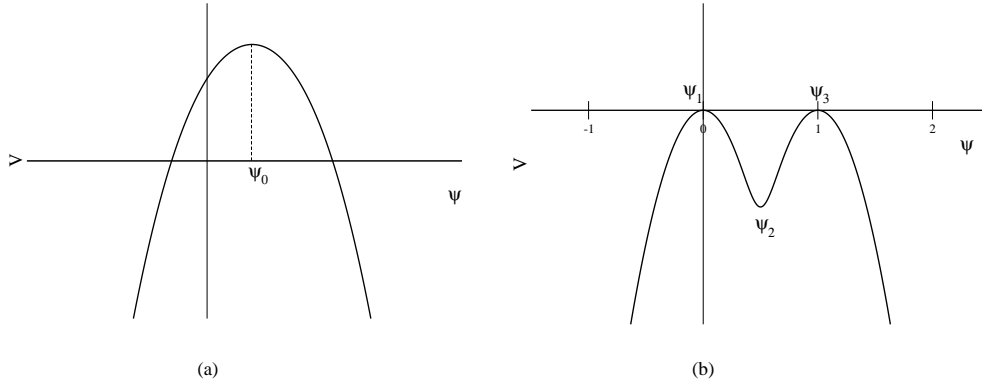


Abb. 2.4: Beispiele für das Potential $V(\psi)$: (a) $\beta = 2$, $h = 0.5$, $f(\psi)$ hat einen einzigen Fixpunkt ψ_0 ; (b) $\beta = 20$, $h = 0.5$, $f(\psi)$ besitzt drei Fixpunkte.

trivialen homogenen Fixpunkten von (2.15) auch beschränkte, periodische Lösungen. Ein Beispiel für eine solche Lösung wurde in Abb. 2.5 dargestellt.

Interessanterweise stimmt die Bandbreite der periodischen Lösungen, also

$$k^2 \leq \frac{f'(\psi_2) - 1}{\sigma^2},$$

mit dem im letzten Abschnitt berechneten monoton instabilen Band des Fixpunktes ψ_2 überein: Für kleine Oszillationen um den Fixpunkt ψ_2 erhalten wir in linearer Näherung

$$f(\psi) \approx f(\psi_2) + f'(\psi_2)(\psi - \psi_2) = \psi_2 + f'(\psi_2)(\psi - \psi_2)$$

und weiter

$$\sigma^2(\psi - \psi_2)''(x) + (f'(\psi_2) - 1)(\psi - \psi_2) = 0,$$

das einem harmonischen Oszillator mit der Frequenz

$$k_0^2 = \frac{f'(\psi_2) - 1}{\sigma^2}$$

entspricht. Für größere Amplituden erfolgt die Oszillation anharmonisch mit einer geringeren Frequenz (siehe rechtes Bild in Abb. 2.5).

Für $h = 0.5$ ist die Funktion f symmetrisch, und es gilt

$$V(\psi_1) = V(\psi_3).$$

In diesem Fall existiert ein *heterokliner* Orbit, der diese Fixpunkte verbindet und physikalisch als stationäre Front interpretiert werden kann. Diese Lösung wird in dem nächsten Kapitel als Spezialfall erhalten.

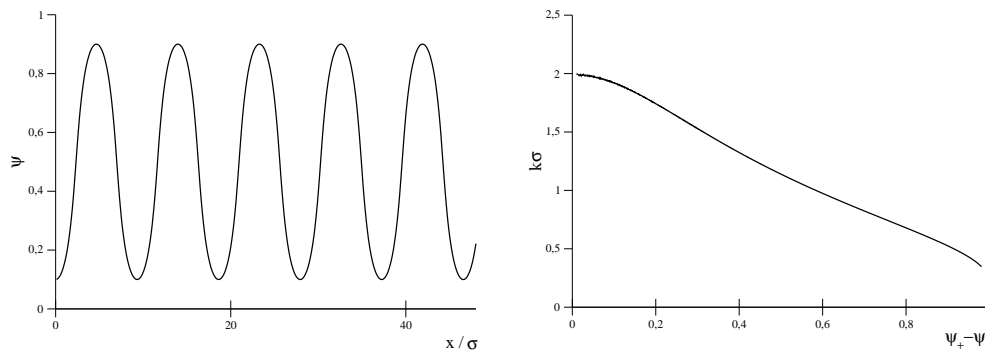


Abb. 2.5: Links: Beispiel für eine stationäre, periodische Lösung für $\beta = 20$, $h = 0.5$. Rechts: die Abhängigkeit des Wellenvektors der periodischen Lösungen von ihrer Amplitude.

Im allgemeinen (für $h \neq 0.5$) sind jedoch die Maxima $V(\psi_1)$ und $V(\psi_3)$ unterschiedlich groß. Je nachdem welcher dieser Maxima höher ist, existiert ein *homokliner* Orbit mit

$$\lim_{x \rightarrow \pm\infty} u(x) = \psi_1 \text{ oder } \lim_{x \rightarrow \pm\infty} u(x) = \psi_3.$$

Dieser Orbit entspricht eines stationären Pulses, der ebenfalls im nächsten Kapitel näher untersucht wird.

Das oben definierte Potential spielt bei der Betrachtung laufender Wellen weiterhin eine Rolle. Im nächsten Kapitel wird sich zeigen, daß die Differenz $V(\psi_1) - V(\psi_3)$ auch das Vorzeichen der Ausbreitungsgeschwindigkeit einer monotonen Front bestimmt (siehe hierzu auch A.4 sowie Kapitel 4).

3 LAUFENDE WELLEN

Im letzten Kapitel haben wir für das Neuronale-Feld-Modell (2.5) entweder einen oder drei homogene Fixpunktlösungen gefunden. Wenn nur ein Fixpunkt existiert, ist dieser stabil. Existieren dagegen drei homogene Fixpunkte, dann sind zwei davon stabil und einer instabil. In diesem Kapitel wird gezeigt, daß in dem letzten Fall laufende Wellenlösungen entstehen können, die die zwei stabilen Fixpunkte miteinander verbinden (Fronten) oder lokale Störungen eines der Fixpunkte (Pulse) darstellen. Es handelt sich dabei um Lösungen, die weit entfernt vom Instabilitätspunkt existieren, d.h. im vollen nichtlinearen Bereich des Systems. Im Grenzfall $\beta \rightarrow \infty$ können wir diese Lösungen durch einen konstruktiven Ansatz in der Integraldarstellung des Modells ausrechnen. Für $\beta < \infty$ stellen wir numerische Lösungen vor, und werden dabei die PDG-Darstellung vorziehen.

3.1 EINE TRANSFORMATION AUF EINE MITBEWEGTE KOORDINATE

Um laufende Wellenlösungen des Modells (1.2) zu untersuchen, ist es vorteilhaft, die Modellgleichung auf die mitbewegte Koordinate $z := x - ct$ zu transformieren. Wir führen weiter

$$z' = x' - ct, \quad s = t - t', \quad u(x, t) = \tilde{u}(z, t),$$

ein und erhalten

$$\begin{aligned} \tilde{u}(z, t) = & \int_0^\infty \int_{-\infty}^\infty \eta(s) w(z - z' + cs) \times \\ & \times f \left[\tilde{u} \left(z' + \frac{c}{v} |z - z' + cs|, t - s - \frac{|z - z' + cs|}{v} \right) \right] ds dz'. \end{aligned}$$

Sucht man nach einer laufenden Welle mit konstantem Profil, d.h.

$$\tilde{u}(z, t) = \tilde{u}(z),$$

so erfüllt diese offensichtlich

$$\tilde{u}(z) = \int_0^\infty \int_{-\infty}^\infty \eta(s) w(z - z' + cs) f \left[\tilde{u} \left(z' + \frac{c}{v} |z - z' + cs| \right) \right] ds dz'.$$

3.2 EINE TRANSFORMATION AUF NICHT - VERZÖGERTE SYSTEME

Wir führen in der letzten Gleichung die Transformation

$$y := \begin{cases} \left(1 - \frac{c}{v}\right) z' + \frac{c}{v} (z + cs) & \text{für } z' \leq z + cs \\ \left(1 + \frac{c}{v}\right) z' - \frac{c}{v} (z + cs) & \text{für } z' > z + cs \end{cases}$$

durch, und erhalten für eine mit der Geschwindigkeit c laufenden Welle

$$\tilde{u}(z) = \int_0^\infty ds \eta(s) \int_{-\infty}^\infty dy \tilde{w}(z - y + cs) f(\tilde{u}(y)) \quad (3.1)$$

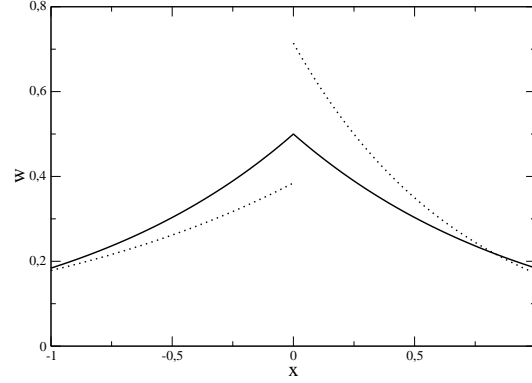


Abb. 3.1: Für laufende Wellen ist das retardierte Modell einem nichtretardierte Modell mit einem modifizierten Kern äquivalent. Der neue Kern ist asymmetrisch und hat bei $x = 0$ eine Unstetigkeit.

mit dem neuen Kern

$$\tilde{w}(x) := \begin{cases} w\left(\frac{x}{1 - \frac{c}{v}}\right) / \left(1 - \frac{c}{v}\right) & \text{für } x \geq 0 \\ w\left(\frac{x}{1 + \frac{c}{v}}\right) / \left(1 + \frac{c}{v}\right) & \text{für } x < 0 \end{cases}.$$

Der Kern \tilde{w} ist normiert, jedoch nicht symmetrisch (siehe Abb. 3.1). In dieser Asymmetrie steckt quasi die Zeitverzögerung, die nun in der Gleichung für \tilde{u} eliminiert wurde. Laufende Wellenlösungen für das retardierte Modell sind also Lösungen eines nichtretardierte Modells mit einem modifizierten Kern.

3.3 EXAKT LÖSBARE MODELLE

Im Grenzfall $\beta \rightarrow \infty$ reduziert sich das Modell (1.2) auf

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^{\infty} \eta(t - t') w(x - x') \Theta \left[u \left(x', t' - \frac{|x - x'|}{v} \right) - h \right] dt' dx', \quad (3.2)$$

wobei Θ die Heaviside-Stufenfunktion bezeichnet. In diesem Fall ist für die Auswertung des Integrals nur wichtig, wie die „aktiven“ Intervalle mit $u \geq h$ aussehen. Mit einem apriori-Ansatz für diese Intervalle kann die Lösung u explizit ausgerechnet werden. Zum Schluß verifiziert man die gestellte Voraussetzung und gewinnt daraus Existenzbedingungen für die Lösung sowie Werte der freien Parameter. Wir wollen dies für die zwei bisher betrachteten synaptischen Kerne

$$\eta_1(t) = \frac{1}{\tau} e^{-t/\tau} \Theta(t) \text{ und } \eta_2(t) = \frac{1}{\tau^2} t e^{-t/\tau} \Theta(t),$$

jeweils in Kombination mit dem räumlichen Kern

$$w(x) = \frac{1}{2\sigma} e^{-|x|/\sigma},$$

verdeutlichen und berechnen mit dieser Methode zwei Arten von laufenden Wellenlösungen. Da Zeit- und Ortskoordinate frei skalierbar sind, können wir diese gemäß

$$x \rightarrow \frac{x}{\sigma}, \quad t \rightarrow \frac{t}{\tau}, \quad v \rightarrow v \frac{\tau}{\sigma}$$

auf dimensionslose Größen transformieren. Also setzen wir ohne Einschränkung $\sigma = 1$, $\tau = 1$ voraus. Damit bleiben uns zwei freie Parameter, nämlich die mittlere Schwelle h für das Entstehen eines Aktionspotentials und die axonale Leitungsgeschwindigkeit der Aktionspotentiale v . Besonders interessant ist die Frage, wie sich die Retardierung in dem Modell (3.2), also schließlich der Parameter v auf die laufenden Wellen auswirkt. Ebenfalls von Interesse ist der Einfluß der Schwelle h . Diese hängt zwar nur von dem anatomischen Aufbau des Netzes ab, eine homogene Anregung auf das Netz $p(x, t) = p$ wirkt sich jedoch in Gleichung (1.2) aus wie eine Verschiebung dieser Schwelle. Somit sagt uns die Abhängigkeit von h auch etwas aus über den Einfluß einer äußeren Anregung auf die Wellenlösungen.

Wir suchen jetzt explizit nach laufenden Wellen, also nach Lösungen der Form

$$u(x, t) = g(z) \text{ mit } z := x - ct,$$

wobei die Geschwindigkeit c zunächst die Rolle eines unbekannten Parameters spielt, der später aus den Existenzbedingungen bestimmt wird. Dabei setzen wir im folgenden voraus, daß jeweils zwei stabile homogene Lösungen existieren. Hierzu muß die Bedingung $h < 1$ erfüllt werden. In diesem Fall sind $u \equiv 0$ („Ruhezustand“) und $u \equiv 1$ („angeregter Zustand“) die zwei homogenen stationären Lösungen von (3.2).

Wir setzen weiter voraus, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Lösung kleiner als die Leitungsgeschwindigkeit der Aktionspotentiale entlang der Axonen ist, d.h. wir beschränken uns auf $0 \leq c < v$. Mit diesem Ansatz folgt unter Benutzung der Transformation (3.1)

$$g(z) = \int_0^\infty ds \, \eta(s) \int_{-\infty}^\infty dy \, \tilde{w}(z - y + cs) \Theta(g(y) - h)$$

mit dem Kern

$$\tilde{w}(x) = \begin{cases} \frac{1}{2} \exp\left(-\frac{x}{1 - \frac{c}{v}}\right) / \left(1 - \frac{c}{v}\right) & \text{für } x \geq 0 \\ \frac{1}{2} \exp\left(\frac{-|x|}{1 + \frac{c}{v}}\right) / \left(1 + \frac{c}{v}\right) & \text{für } x < 0 \end{cases}. \quad (3.3)$$

Wird das Integral über s ausgewertet, so erhält man für eine laufende Wellenlösung die einfache Integralgleichung

$$g(z) = \int_{-\infty}^\infty dy \, k(z - y) \Theta(g(y) - h) \quad (3.4)$$

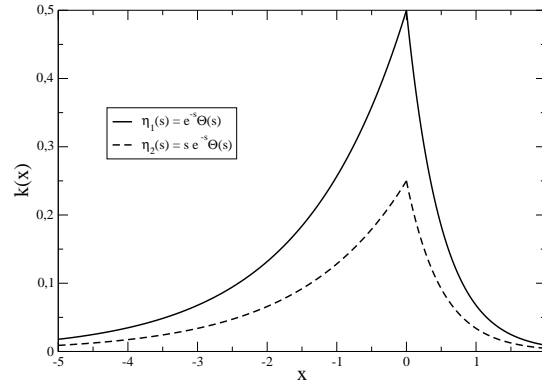


Abb. 3.2: Beispiel für die Kerne $k(x)$. Die Parameter betragen $v = 1$, $c = 0.5$, $a_1 = a_2 = 0.5$, $b_1 = b_2 = 0.25$.

mit dem Kern

$$k(x) := \int_0^\infty \eta(s) \tilde{w}(x + cs) ds. \quad (3.5)$$

Im Anhang (siehe A.2) wurde der Kern k für die zwei Kombinationen von synaptischen und räumlichen Kern und für $0 \leq c < v$ ausgewertet. Für den ersten Kern erhält man

$$k(x) = \begin{cases} a_1(v, c) e^{-vx/(v-c)} & \text{für } x \geq 0 \\ (a_1(v, c) - a_2(v, c)) e^{x/c} + a_2(v, c) e^{vx/(v+c)} & \text{für } x < 0 \end{cases}$$

mit den Koeffizienten

$$a_1(v, c) = \frac{1}{2} \frac{v}{v - c + vc} \quad \text{und} \quad a_2(v, c) = \frac{1}{2} \frac{v}{v + c - vc},$$

und für $\eta_2(s) = s e^{-s} \Theta(s)$ folgt

$$k(x) = \begin{cases} b_1(v, c) e^{-vx/(v-c)} & \text{für } x \geq 0 \\ \left[b_1(v, c) - b_2(v, c) - (a_1 - a_2) \frac{x}{c} \right] e^{x/c} + b_2(v, c) e^{vx/(v+c)} & \text{für } x < 0 \end{cases}$$

mit den zusätzlichen Koeffizienten

$$b_1(v, c) = \frac{1}{2} \frac{v(v-c)}{(v-c+vc)^2} \quad \text{und} \quad b_2(v, c) = \frac{1}{2} \frac{v(v+c)}{(v+c-vc)^2}.$$

Im Sonderfall $c = 0$ ergibt sich direkt aus (3.5)

$$k(x) = \tilde{w}(x) = w(x) = \frac{1}{2} e^{-|x|}.$$

Der Kern k hat einen typischen Verlauf, wie in Abb. 3.2 dargestellt. Da $k(x)$ positive Funktionen integriert, ist k stetig und positiv. Weiterhin hat k ein Maximum bei $x = 0$ und ist wegen

$$\int_{-\infty}^{\infty} k(x) dx = \int_0^{\infty} ds \eta(s) \int_{-\infty}^{\infty} dx \tilde{w}(x + cs) = \int_0^{\infty} ds \eta(s) \int_{-\infty}^{\infty} dy \tilde{w}(y) = 1$$

normiert. Um laufende Wellenlösungen zu bekommen, muß nun die nichtlineare Integralgleichung (3.4) gelöst werden.

3.3.1 FRONTEN

Der einfachste Ansatz für g , der das Auswerten des Integrals in (3.4) erlaubt, ist eine einfache Grenze zwischen inaktiven ($g(z) < h$) und aktiven ($g(z) \geq h$) Bereichen. Da wir die z -Achse bereits in Richtung der Ausbreitungsgeschwindigkeit festgelegt haben (durch die Wahl $c \geq 0$), gibt es zwei Möglichkeiten, wie die Front aussehen kann: monoton wachsend, bzw. monoton fallend in z . Wir untersuchen zuerst eine monoton wachsende Front, d.h. wir setzen

$$g(z) = \begin{cases} \geq h & \text{für } z \geq 0 \\ < h & \text{für } z < 0 \end{cases}.$$

Mit diesem Ansatz kann die Lösung sofort durch Integration ausgerechnet werden: Man bekommt mit

$$g(z) = \int_0^{\infty} dy k(z - y) = \int_{-\infty}^z dy k(y)$$

das Profil der mit c laufenden Front. Das obige Integral stellt tatsächlich eine monoton wachsende Funktion dar, da k positiv ist.

1. Für ein Netz mit $\eta_1(s) = e^{-s}\Theta(s)$ erhalten wir

$$g(z) = \begin{cases} 1 - \frac{1}{2} \frac{v - c}{vc + v - c} e^{-vz/(v-c)} & \text{für } z \geq 0 \\ \frac{1}{2} \left(\frac{vc}{v - c + vc} - \frac{vc}{v + c - vc} \right) e^{z/c} + \frac{1}{2} \frac{v + c}{v + c - vc} e^{vz/(v+c)} & \text{für } z < 0 \end{cases}.$$

Es muß, wie oben angenommen, $g(0) = h$ gelten. Diese Bedingung kann nach c aufgelöst werden und legt damit die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Front fest. Wir erhalten in diesem Fall

$$c = v \frac{2h - 1}{2h - 1 + 2v(1 - h)}.$$

Da der letzte Ausdruck positiv und kleiner als v sein soll, ergibt sich hieraus die Einschränkung $h > 1/2$. Dies ist eine Existenzbedingung für eine monoton wachsende, nach rechts laufende Front.

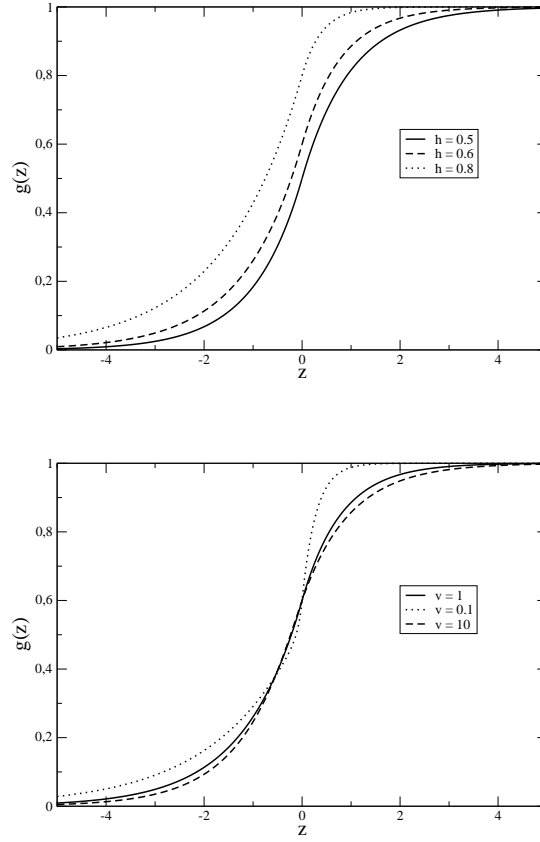


Abb. 3.3: Profil der laufenden Fronten für das Modell mit $\eta_1(s) = e^{-s}\Theta(s)$ für verschiedene Werte der Parameter v und h . Oben: bei konstantem $v = 1$ und verschiedene Werte von h . Unten: bei konstantem $h = 0.6$ und verschiedene Werte von v .

Mit einem entsprechenden Ansatz lassen sich das Profil und die Existenzbedingung einer monoton fallenden Front berechnen. Es stellt sich aber heraus, daß diese von der oben betrachteten wachsenden Front nicht unabhängig ist.

Hat man nämlich, wie oben, für einen Wert des Parameters \tilde{h} eine Lösung $\tilde{u}(x, t)$ von (3.2) gefunden, so ist

$$u(x, t) = 1 - \tilde{u}(x, t)$$

ebenfalls eine Lösung von (3.2), die einem Parameter

$$h = 1 - \tilde{h}$$

entspricht (siehe Anhang A.3). Sei nun $h < 1/2$. Für diesen Parameterwert gibt es keine monoton wachsende, nach rechts laufende Front. Es ist jedoch $\tilde{h} > 1/2$, also existiert für \tilde{h} eine solche Lösung $\tilde{u}(x, t)$. Transformiert man diese wie oben, dann ist

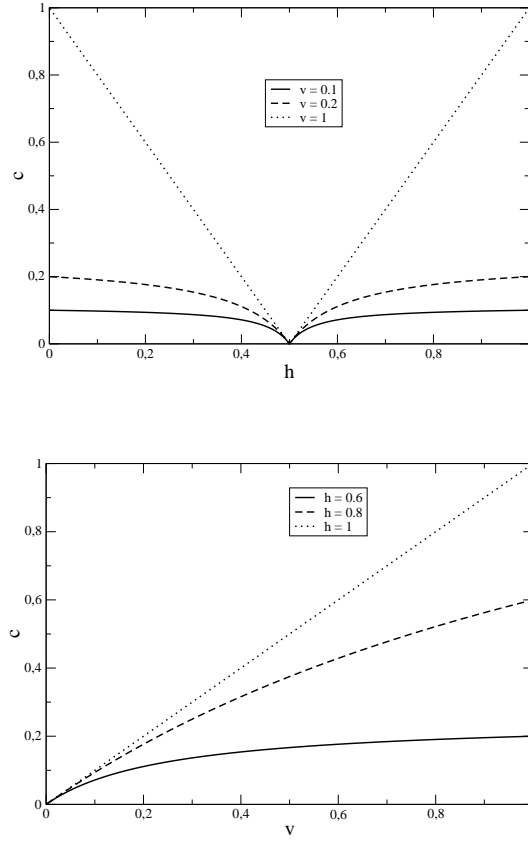


Abb. 3.4: Geschwindigkeit der laufenden Fronten aus Bild 3.3. Oben: die Abhängigkeit von der Schwelle h für verschiedene Werte von v . Unten: die Abhängigkeit von der Retardierung für verschiedene Werte von h .

u eine monoton fallende, ebenfalls nach rechts laufende Front, die die Modellgleichung für h löst. Für $h < 1/2$ haben wir also mit

$$g(z) = \begin{cases} \frac{1}{2} \frac{(v-c)}{v-c+vc} e^{-vz/(v-c)} & \text{für } z \geq 0 \\ 1 - \frac{1}{2} \left(\frac{vc}{v-c+vc} - \frac{vc}{v+c-vc} \right) e^{z/c} - \frac{1}{2} \frac{v+c}{v+c-vc} e^{vz/(v+c)} & \text{für } z < 0 \end{cases}$$

eine monoton fallende Front, die sich mit der Geschwindigkeit

$$c = v \frac{1-2h}{1-2h+2vh}$$

nach rechts ausbreitet.

Für alle Werte $h < 1$ bekommen wir demnach laufende Wellenlösungen, die die beiden

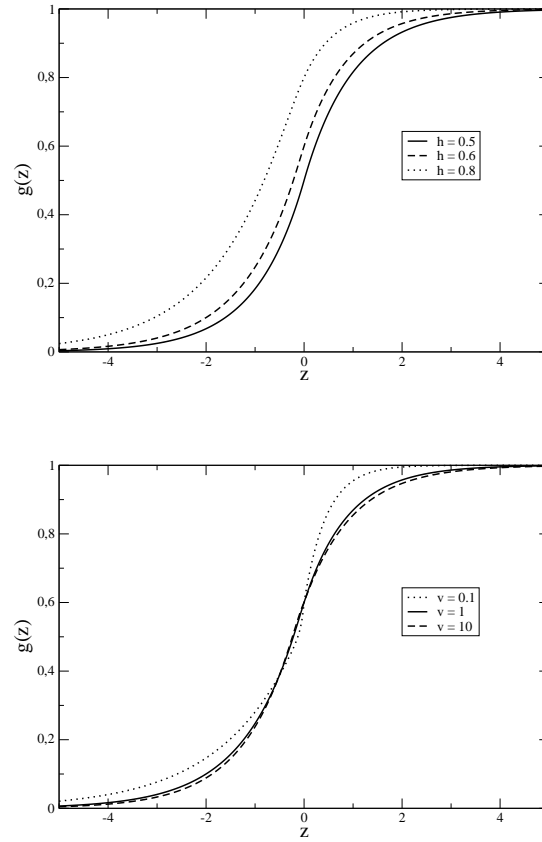


Abb. 3.5: Profil der laufenden Fronten für das Modell mit $\eta_2(s) = se^{-s}\Theta(s)$ für verschiedene Werte der Parameter v und h . Oben: bei konstantem $v = 1$ und verschiedene Werte von h . Unten: bei konstantem $h = 0.6$ und verschiedene Werte von v .

homogenen, stabilen Fixpunkte des Systems (0 und 1) verbinden, welche asymptotisch für $z \rightarrow \pm\infty$ erhalten werden. Für $h > 1/2$ bewegt sich die Front von der inaktiven Seite in Richtung der aktiven Seite, aktive Punkte werden also deaktiviert. Für $h < 1/2$ ist es genau umgekehrt. Schließlich ergibt sich für $h = 1/2$ eine stationäre Front.

In Bild 3.3. wurden die Profile der laufenden Fronten für verschiedene Werte von v und h dargestellt. Dabei läßt sich die stationäre Front (für $h = 0.5$) als

$$g(z) = \int_{-\infty}^z dy \tilde{w}(y) = \begin{cases} 1 - \frac{1}{2}e^{-z} & \text{für } z \geq 0 \\ \frac{1}{2}e^z & \text{für } z < 0 \end{cases}$$

berechnen. Weiterhin wurde in Bild 3.4 die Geschwindigkeit c der laufenden Fronten

in Abhängigkeit der beiden Parameter v und h dargestellt.

Die Retardierung hat auf die Existenz der laufenden Fronten keinen Einfluß, außer was die Ausbreitungsgeschwindigkeit betrifft: Je schneller sich Aktionspotentiale entlang der Axonen ausbreiten, desto größer ist auch die Geschwindigkeit der Fronten. Laufende Fronten existieren außerdem auch für $v \rightarrow \infty$, d.h. im Falle des nichtretardierte Modells. In diesem Grenzfall bekommen wir die Ergebnisse aus ([Er2]) wieder.

Stellt man sich ein reelles Netz vor, das zum Beispiel durch Einwirken einer lokalen äußeren Anregung auf einem größeren Abschnitt in den angeregten Zustand $u = 1$ versetzt wurde, so läßt sich die Dynamik der Grenze zwischen den angeregten und nichtangeregten Intervallen voraussagen, nachdem die äußere Anregung aufhört. Dabei dient die Schwelle h als Kontrollparameter: Ist die Schwelle h klein genug (die Hälfte des maximalen Wertes der Depolarisation), so kann sich die Anregung zu den Nachbarregionen ausbreiten. Anders stirbt diese ab, und das Netz erreicht nach einer gewissen Zeit den Grundzustand.

2. Wir betrachten nun das zweite Netz mit $\eta_2(s) = se^{-s}\Theta(s)$. Mit den obigen Notationen erhalten wir für eine nach rechts laufende, monoton wachsende Front

$$g(z) = \begin{cases} 1 - b_1 \frac{v-c}{v} e^{-vz/(v-c)} & \text{für } z \geq 0 \\ c[b_1 - b_2 + a_1 - a_2 + (a_1 - a_2)z]e^{z/c} + b_2 \frac{v+c}{v} e^{vz/v+c} & \text{für } z < 0 \end{cases}.$$

Aus der Bedingung

$$g(0) = h$$

ergibt sich in diesem Fall die Ausbreitungsgeschwindigkeit zu

$$c = v \frac{1 - \sqrt{2(1-h)}}{1 - \sqrt{2(1-h)} + v\sqrt{2(1-h)}}.$$

Da c wiederum positiv und kleiner als v sein soll, bekommen wir als Existenzbedingung für eine monoton wachsende, nach rechts laufende Front erneut die Bedingung

$$h > 1/2.$$

Wie im letzten Fall läßt sich zeigen, daß für $h < 1/2$ eine entsprechende monoton fallende Front existiert, die sich mit der Geschwindigkeit

$$c = v \frac{1 - \sqrt{2h}}{1 - \sqrt{2h} + v\sqrt{2h}}$$

ausbreitet. Die Lösung und die Ausbreitungsgeschwindigkeit wurden in Abb. 3.5 und 3.6 für verschiedene Parameter dargestellt.

In [Er2] wurde bereits gezeigt, daß die Ausbreitungsrichtung der Front im Spezialfall $v \rightarrow \infty$ nur von der funktionalen Form von f abhängt, jedoch nicht von der expliziten Struktur der Integrationskerne: Die Ausbreitungsgeschwindigkeit einer monoton

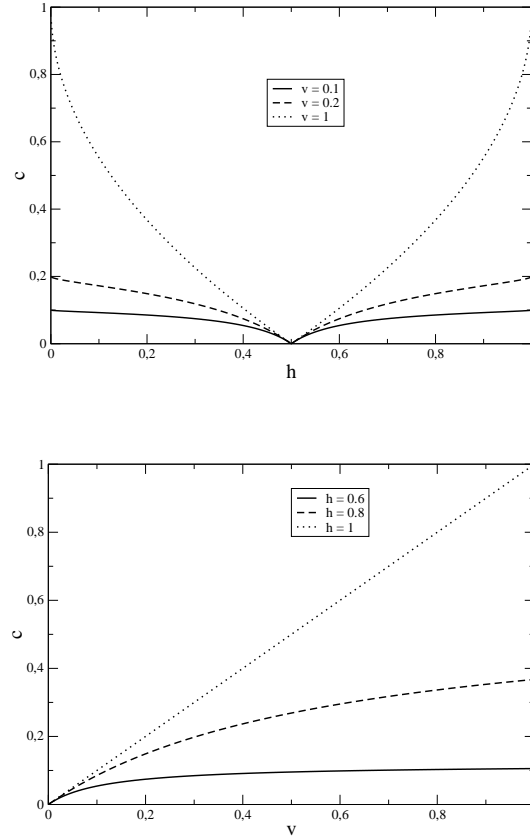


Abb. 3.6: Geschwindigkeit der laufenden Fronten aus Bild 3.5. Oben: die Abhängigkeit von der Schwelle h für verschiedene Werte von v . Unten: die Abhängigkeit von der Retardierung für verschiedene Werte von h .

wachsenden Front hat nach [Er2] dasselbe Vorzeichen wie das Integral

$$\int_{u_{-\infty}}^{u_{+\infty}} \{u - f(u)\} du.$$

Dabei sind $u_{-\infty}$ und $u_{+\infty}$ die zwei stabilen Fixpunkte, die durch die laufende Front verbunden werden (für den Beweis siehe A.4).

Die Analyse des retardierten Modells zeigt nun, daß dies auch für endliche Werte von v und $\beta \rightarrow \infty$ gilt. Wir haben gezeigt, daß die Ausbreitungsrichtung der Front (zur angeregten Region hin oder umgekehrt) nur von dem Parameter h abhängt: für $h < 1/2$ bewegt sich die Front in Richtung des angeregten Intervalls hin, für $h > 1/2$ umgekehrt. In Übereinstimmung erhalten wir in diesem Fall mit $u_{-\infty} = 0$

und $u_{+\infty} = 1$ auch für das obige Integral

$$\int_0^1 \{u - \Theta(u - h)\} du = h - \frac{1}{2}.$$

3.3.2 PULSE

Wir wollen nun mit der obigen Methode eine neue Form von laufenden Wellen konstruieren und suchen explizit nach laufenden Pulsen, d.h. Lösungen der Integralgleichung (3.4) von der Form

$$g(z) = \begin{cases} \geq h & \text{für } 0 \leq z \leq a \\ < h & \text{sonst} \end{cases}.$$

Dabei haben wir nun zwei unbekannte Parameter: Die Ausbreitungsgeschwindigkeit c sowie die Breite des Pulses a . Mit dem obigen Ansatz läßt sich das Profil der laufenden Welle ausrechnen als

$$g(z) = \int_0^a dy k(z - y) = \int_{z-a}^z dy k(y).$$

Wir beschränken uns im folgenden auf den Kern $\eta_1(s) = e^{-s}\Theta(s)$. Mit den vorherigen Notationen erhalten wir

$$g(z) = \begin{cases} a_1 \frac{v-c}{v} \left(e^{va/(v-c)} - 1 \right) e^{-vz/(v-c)} & \text{für } z \geq a \\ 1 - a_1 \frac{v-c}{v} e^{-vz/(v-c)} - c(a_1 - a_2) e^{(z-a)/c} - a_2 \frac{v+c}{v} e^{v(z-a)/(v+c)} & \text{für } 0 \leq z < a \\ c(a_1 - a_2) \left(1 - e^{-a/c} \right) e^{z/c} + a_2 \frac{v+c}{v} \left(1 - e^{-va/(v+c)} \right) e^{vz/(v+c)} & \text{für } z < 0 \end{cases}.$$

Die erhaltene Lösung muß

$$g(0) = g(a) = h \tag{3.6}$$

erfüllen. Hieraus ergeben sich die zwei unbekannten Parameter c und a . Das System (3.6) ist nur für $h < 1/2$ und $v < v_{max}$ lösbar, wobei v_{max} gegeben ist durch

$$v_{max} = \left(\frac{1-2h}{2h} \right) \ln \left(\frac{1}{1-2h} \right).$$

Im Gegensatz zu laufenden Fronten, die für alle Werte von v existieren, lassen sich also Pulse nur für beschränkte axonale Leitungsgeschwindigkeiten $v < v_{max}$ finden (siehe Bild 3.7). Die Pulslösungen existieren damit nicht für $v \rightarrow \infty$, sie sind also ein Effekt der Retardierung.

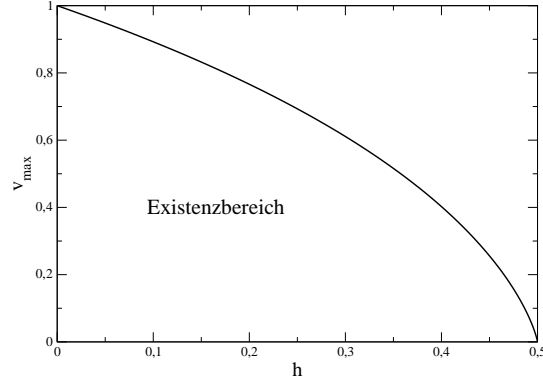


Abb. 3.7: Existenzbereich der laufenden Pulslösungen in der h - v -Ebene.

Das Profil der Welle sowie die Ausbreitungsgeschwindigkeit und die Breite a wurden in den Abbildungen 3.8-3.10 dargestellt. Der numerischen Berechnung zufolge hängt die Höhe der Pulse insbesondere von der Schwelle h ab, während die Breite a sowohl von h als auch von der Leitungsgeschwindigkeit v beeinflußt wird.

Die Ausbreitungsgeschwindigkeit c der Pulse hängt monoton von der Schwelle h ab: Je höher die Schwelle, desto langsamer breiten sich die Pulse aus. Hält man die Schwelle h fest, und benutzt v als Kontrollparameter, so sieht man, daß die Kurve $c(v)$ ein Maximum hat (vgl. Bild 3.9): Die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Pulse ist dann maximal bei einem mittleren Wert der axonalen Leitungsgeschwindigkeit v .

Die oben ausgerechnete Lösung geht von einer positiven Ausbreitungsgeschwindigkeit $c > 0$ aus. Betrachtet man den Spezialfall $c = 0$, dann erhält man für alle $h < 1/2$ den stationären Puls

$$g(z) = \frac{1}{2} \int_{z-a}^z e^{-|y|} dy = \begin{cases} \frac{1}{2} (e^{a-z} - e^{-z}) & \text{für } z \geq a \\ 1 - \frac{1}{2} (e^{z-a} + e^{-z}) & \text{für } 0 \leq z < a \\ \frac{1}{2} (e^z - e^{z-a}) & \text{für } z < 0 \end{cases} .$$

Dieser ist symmetrisch und hat unabhängig von v die Breite

$$a = -\ln(1 - 2h).$$

Genau wie bei der Konstruktion von monoton abfallenden Fronten für $h > 1/2$ aus den monoton wachsenden Frontlösungen für $h < 1/2$ lassen sich mit

$$\tilde{g}(z) = 1 - g(z)$$

(vgl. Anhang A.3) auch für $h > 1/2$ laufende und stationäre Pulse konstruieren mit

$$\tilde{g}(z) \rightarrow 1 \text{ für } z \rightarrow \pm\infty.$$

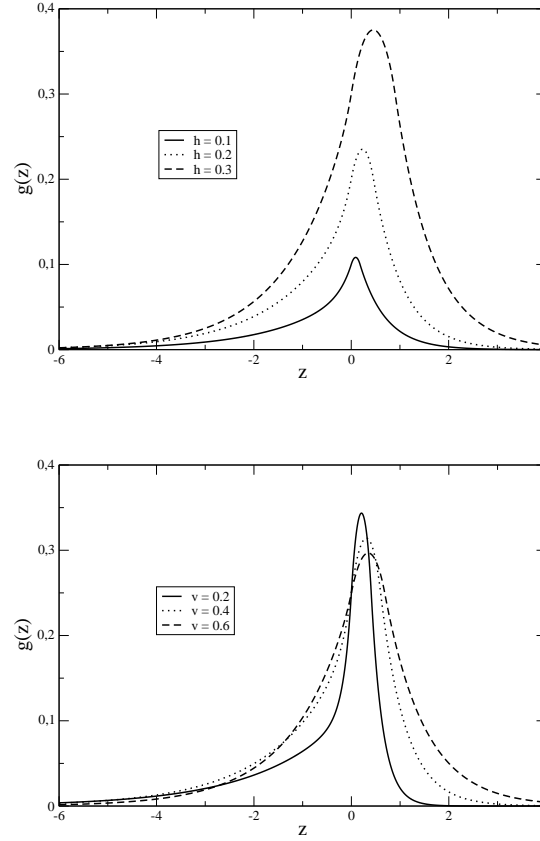


Abb. 3.8: Profil der laufenden Pulse für verschiedene Werte der Parameter v und h . Oben: bei konstantem $v = 0.5$ und verschiedene Werte von h . Unten: bei konstantem $h = 0.25$ und verschiedene Werte von v .

Insgesamt lassen sich also für alle Werte der Schwelle h , die zwei stabile homogene Zustände zulassen ($h < 1$), laufende Fronten und Pulse, sowie stationäre Pulse konstruieren. Durch das Variieren des Parameters h wird lediglich die Rolle der zwei stabilen Fixpunkte geändert. Für kleine Schwellen $h < 1/2$ erfolgt die Ausbreitung der Front in Richtung der Halbebene mit $g(z) \rightarrow 0$, und es existieren Pulse mit $g(z) \rightarrow 0$ für $z \rightarrow \pm\infty$. Für große Schwellen $h > 1/2$ vertauscht sich die Rolle der zwei stabilen Fixpunkte: Die Front breitet sich in Richtung der Halbebene mit $g(z) \rightarrow 1$ aus, und die existierenden Pulse erfüllen $g(z) \rightarrow 1$ für $z \rightarrow \pm\infty$.

Besonders interessant ist die Frage, ob die oben konstruierten Wellen stabil gegenüber Störungen sind, und welche der koexistierenden Lösungen (Fronten oder Pulse) tatsächlich beobachtet werden. Im nächsten Abschnitt werden die um die exakten Lösungen linearisierten Gleichungen aufgestellt, welche die zeitliche Entwicklung von Störungen dieser Lösungen in erster Ordnung beschreiben. Es stellt sich dabei heraus, daß selbst in linearer Näherung die Gleichungen für die Störung nur in Spezialfällen ana-

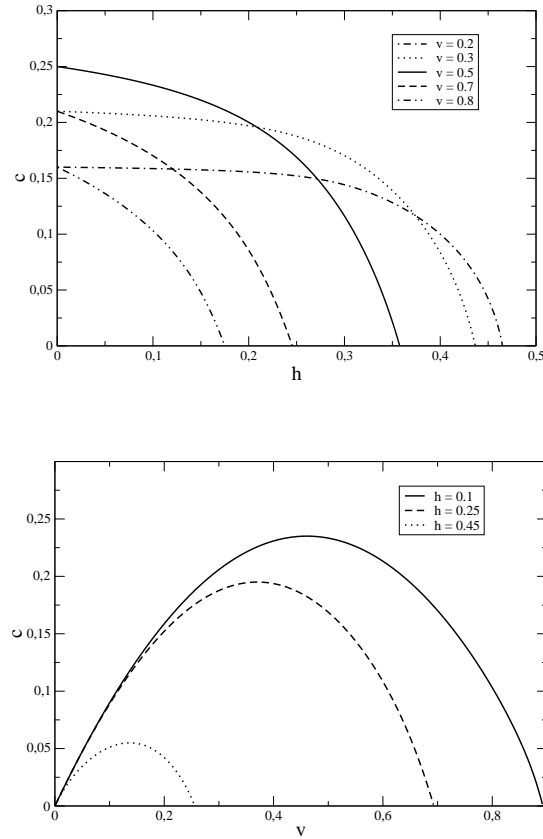


Abb. 3.9: Geschwindigkeit der laufenden Pulse aus Bild 3.8. Oben: die Abhängigkeit von der Schwelle h für verschiedene Werte von v . Unten: die Abhängigkeit von der Retardierung für verschiedene Werte von h .

lytisch lösbar sind. Im allgemeinen kann keine Aussage über die lineare Stabilität gemacht werden.

Im Abschnitt 3.5. wird die Ausbreitung von Wellen schließlich numerisch untersucht. Dabei werden numerische Simulationen der vollen Gleichung (2.5) vorgestellt, und neben der Θ -Funktion auch abgeglättete Funktionen (endliche Werte von β) berücksichtigt. In diesen Simulationen werden sowohl Fronten, als auch laufende Pulse beobachtet. Die Anfangsbedingungen entscheiden dann darüber, welche dieser Lösungen auftritt.

3.4 LINEARISIERTE GLEICHUNGEN

In diesem Abschnitt wollen wir die Entwicklung einer Störung der im letzten Abschnitt konstruierten Lösungen analysieren. Wir gehen dabei von der am Anfang von Kapitel

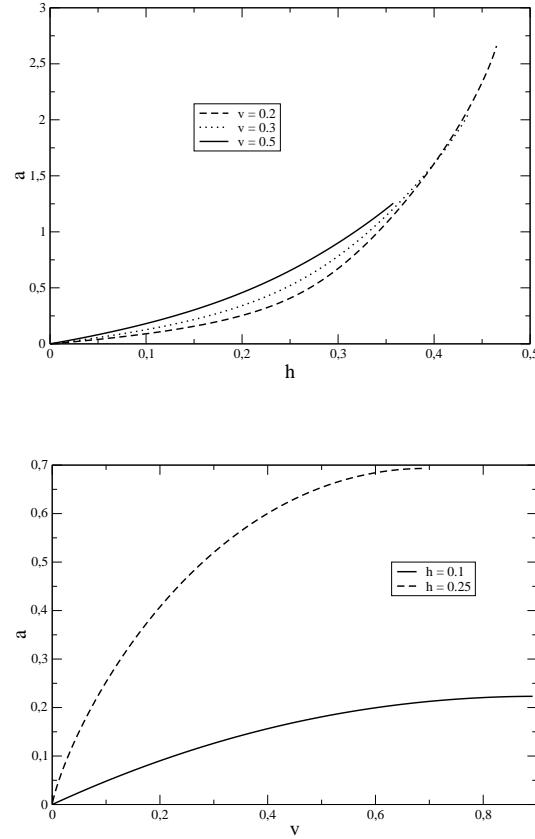


Abb. 3.10: Breite der laufenden Pulse aus Bild 3.8. Oben: die Abhängigkeit von der Schwelle h für verschiedene Werte von v . Unten: die Abhängigkeit von der Retardierung für verschiedene Werte von h .

2 hergeleiteten Integro-Differentialgleichung

$$Lu(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} w(x - x') \Theta \left[u \left(x', t - \frac{|x - x'|}{v} \right) - h \right] dx'$$

aus. Die im letzten Abschnitt betrachteten Lösungen lassen sich aus dieser Darstellung der Modellgleichung ebenfalls konstruieren. Auf diesem Wege ist ihre Herleitung jedoch aufwendiger (vgl. [En2]), weshalb wir im letzten Abschnitt die Integralgleichungen vorgezogen haben. Für die physikalische Interpretation ist jedoch die Integro-Differentialgleichung von Vorteil, denn sie gibt die zeitliche Entwicklung der Lösung zum Zeitpunkt t in Abhängigkeit der Werte $u(., t')$ zu allen vergangenen Zeiten $t' < t$ wieder.

Wir betrachten die Störung einer im letzten Abschnitt berechneten exakten Lösung.

Mit

$$u(x, t) = g(x - ct) + U(x, t)$$

folgt für die Störung $U(x, t)$ unter Berücksichtigung von

$$\Theta(u - h) = \Theta(g + U - h) \approx \Theta(g - h) + \delta(g - h)U$$

zunächst

$$LU(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} w(x - x') \delta \left[g \left(x' + ct - \frac{c}{v} |x - x'| \right) - h \right] dx'.$$

Für die unter dem Integral auftretende Delta-Funktion gilt

$$\delta \left[g \left(x' + ct - \frac{c}{v} |x - x'| \right) - h \right] = \sum_{x_i} \frac{\delta(x' - x_i)}{|\partial_{x'} g \left(x' + ct - \frac{c}{v} |x - x'| \right)|},$$

wobei x_i die Lösungen der Gleichung

$$g \left(x_i + ct - \frac{c}{v} |x - x_i| \right) = h$$

sind und von dem betrachteten Punkt x, t abhängen. Für Fronten hat die obige Gleichung eine einzige Lösung x_1 , gegeben durch

$$x_1 = \begin{cases} \frac{ct - \frac{c}{v}x}{1 - \frac{c}{v}} & \text{für } x \geq ct \\ \frac{ct + \frac{c}{v}x}{1 + \frac{c}{v}} & \text{für } x < ct \end{cases}. \quad (3.7)$$

Für Pulse gibt es zwei Lösungen: x_1 , gegeben durch (3.7), und x_2 , gegeben durch

$$x_2 = \begin{cases} \frac{ct + a - \frac{c}{v}x}{1 - \frac{c}{v}} & \text{für } x \geq ct + a \\ \frac{ct + a + \frac{c}{v}x}{1 + \frac{c}{v}} & \text{für } x < ct + a \end{cases}. \quad (3.8)$$

Für die oben auftretenden inneren Ableitungen folgen mit diesen Werten

$$\partial_{x'} g \left(x' + ct - \frac{c}{v} |x - x'| \right) \Big|_{x'=x_1} = \begin{cases} g'(0) \left(1 - \frac{c}{v} \right) & \text{für } x \geq ct \\ g'(0) \left(1 + \frac{c}{v} \right) & \text{für } x < ct \end{cases}$$

sowie

$$\partial_{x'} g \left(x' + ct - \frac{c}{v} |x - x'| \right) \Big|_{x'=x_2} = \begin{cases} g'(a) \left(1 - \frac{c}{v} \right) & \text{für } x \geq ct + a \\ g'(a) \left(1 + \frac{c}{v} \right) & \text{für } x < ct + a \end{cases}.$$

Insgesamt erhalten wir für die Störung $U(x, t)$ einer Front

$$LU(x, t) = \begin{cases} \frac{1}{|g'(0)|} \frac{w \left(\frac{x - ct}{1 - \frac{c}{v}} \right)}{1 - \frac{c}{v}} U \left(\frac{ct - \frac{c}{v}x}{1 - \frac{c}{v}}, \frac{t - \frac{x}{v}}{1 - \frac{c}{v}} \right) & \text{für } x > ct \\ \frac{1}{|g'(0)|} \frac{w \left(\frac{x - ct}{1 + \frac{c}{v}} \right)}{1 + \frac{c}{v}} U \left(\frac{ct + \frac{c}{v}x}{1 + \frac{c}{v}}, \frac{t + \frac{x}{v}}{1 + \frac{c}{v}} \right) & \text{für } x < ct \end{cases}. \quad (3.9)$$

Man beachte, daß das Zeitargument

$$t_1 = \frac{t \pm \frac{x}{v}}{1 \pm \frac{c}{v}}$$

auf der rechten Seite immer kleiner als t und mit dem Ortsargument x_1 durch $x_1 = ct$ verbunden ist. Die Entwicklung der Störung an der Stelle x, t hängt also ab von dem Wert der Störung zu einem früheren Zeitpunkt t_1 und dem Punkt x_1 , in welchem sich zu dieser Zeit gerade die Frontmitte befand.

Entsprechend erhält man für die Störung eines laufenden Pulses die Entwicklungsgleichung

$$LU(x, t) = \frac{\tilde{w}(x - ct)}{|g'(0)|} U(ct_1, t_1) + \frac{\tilde{w}(x - ct - a)}{|g'(a)|} U(a + ct_2, t_2), \quad (3.10)$$

wobei \tilde{w} die in (3.3) definierte Funktion darstellt, und t_2 durch

$$t_2 = \frac{t \pm \frac{x - a}{v}}{1 \pm \frac{c}{v}}$$

gegeben ist.

Wir erhalten also für die Entwicklung einer Störung in linearer Näherung wieder retardierte Gleichungen. Obwohl die Modellgleichung in der Integralform (1.2) ebenfalls retardiert ist, läßt sich in dem Fall die Retardierung durch „geschicktes“ Differenzieren auf (2.5) aufheben. Dies gelingt jedoch nicht bei den obigen Störungsgleichungen.

In Spezialfällen läßt sich trotzdem aus den obigen Gleichungen die Entwicklung der Störung in linearer Näherung angeben:

1. Für $L_1 = 1 + \partial_t$ und $h = 1/2$ wurde im letzten Abschnitt eine stationäre Front mit $c = 0$ und $|g'(0)| = 1/2$ konstruiert. Für eine Störung dieser Lösung erhalten wir aus (3.9)

$$U_t(x, t) = -U(x, t) + e^{-|x|} U \left(0, t - \frac{|x|}{v} \right).$$

Die Störung in dem Punkt $x = 0$ bestimmt also die Entwicklung der Störung für alle anderen Punkte. Aus der obigen Gleichung folgt für die zeitliche Entwicklung der Störung im Punkt $x = 0$

$$\dot{U}(0, t) = -U(0, t) + U(0, t) = 0,$$

also bleibt eine im Punkt $x = 0$ auftretende Störung für alle Zeiten konstant. Für die anderen Punkte folgt

$$U(x, t) = U(x, 0)e^{-t} + U(0, 0)e^{-|x|}(1 - e^{-t}). \quad (3.11)$$

Für $t \rightarrow \infty$ strebt die Störung einen stationären Zustand

$$U(x, t) = U(0, 0)e^{-|x|} \quad (3.12)$$

an, der nur von der Störung bei $t = 0$ im Punkt $x = 0$ abhängt. Es läßt sich außerdem zeigen, daß für $t \rightarrow \infty$ die neue Lösung $u(x) = g(x) + U(x)$ näherungsweise eine um x_0 verschobene Front ist, wobei x_0 durch

$$x_0 = \ln(1 + 2U(0, 0))$$

gegeben ist: Haben wir für $t < 0$ die stationäre Front

$$g(x) = \begin{cases} 1 - \frac{1}{2}e^{-x} & \text{für } x \geq 0 \\ \frac{1}{2}e^x & \text{für } x < 0 \end{cases}$$

als Lösung, und wird diese bei $t = 0$ gestört gemäß

$$u(x, 0) = g(x) + U(x, 0),$$

dann erhalten wir für $t \rightarrow \infty$ unter Berücksichtigung von (3.11) und (3.12) wieder einen stationären Zustand. Dieser ist gegeben durch

$$u(x, t \rightarrow \infty) = \begin{cases} 1 - \left(\frac{1}{2} - U(0, 0) \right) e^{-x} & \text{für } x \geq 0 \\ \left(\frac{1}{2} + U(0, 0) \right) e^x & \text{für } x < 0 \end{cases}.$$

Mit der oben definierte Länge x_0 läßt sich das letzte Ergebnis in der Form

$$u(x, t \rightarrow \infty) = \begin{cases} 1 - \frac{1}{2}e^{-(x-x_0)} & \text{für } x \geq 0 \\ \frac{1}{2}e^{x-x_0} & \text{für } x < 0 \end{cases}$$

schreiben. Vergleicht man dies mit der ungestörten Front, so sieht man, daß die neue Lösung $u(x, t \rightarrow \infty)$ eine einfache Verschiebung um x_0 der ursprünglichen Front $g(x)$ darstellt. Bemerkenswert ist, daß der Wert x_0 nur von $U(0, 0)$ bestimmt wird, d.h. das System vergißt Störungen, die nicht die Frontmitte $x = 0$ betreffen.

2. Wir betrachten nun die Störung eines stationären Pulses. Für diese Lösung haben wir wieder $c = 0$ sowie

$$|g'(0)| = |g'(a)| = \frac{1 - e^{-a}}{2}.$$

Damit folgen $x_1 = 0$ und $x_2 = a$ für alle x, t . Wir erhalten also

$$U_t(x, t) = -U(x, t) + \frac{1}{1 - e^{-a}} \left[e^{-|x|} U\left(0, t - \frac{|x|}{v}\right) + e^{-|x-a|} U\left(a, t - \frac{|x-a|}{v}\right) \right].$$

Jetzt hängt die zeitliche Entwicklung der Störung für alle Punkte x, t von der Störung in den zwei Punkten 0 und a ab. Für diese Punkte folgen aus der obigen Gleichung

$$\dot{U}(0, t) = -U(0, t) + \frac{1}{1 - e^{-a}} \left[U(0, t) + e^{-a} U\left(a, t - \frac{a}{v}\right) \right],$$

$$\dot{U}(a, t) = -U(a, t) + \frac{1}{1 - e^{-a}} \left[e^{-a} U\left(0, t - \frac{a}{v}\right) + U(a, t) \right].$$

Führt man die Variablen

$$U_{\pm}(t) := U(0, t) \pm U(a, t)$$

ein, dann erhält man aus dem obigen System die entkoppelten Gleichungen

$$\dot{U}_+(t) = \frac{e^{-a}}{1 - e^{-a}} \left[U_+(t) + U_+\left(t - \frac{a}{v}\right) \right],$$

$$\dot{U}_-(t) = \frac{e^{-a}}{1 - e^{-a}} \left[U_-(t) - U_-\left(t - \frac{a}{v}\right) \right].$$

Wir nehmen an, daß sich das System für $t < 0$ in der exakten Lösung befindet, die zur Zeit $t = 0$ gestört wird. O.B.d.A. erfolge die Störung so, daß $U_+(0)$ positiv ist. Aus dem obigen System folgt für $t < a/v$

$$U_+(t) = U_+(0)e^{\alpha t}$$

mit $\alpha := 1/(e^a - 1) > 0$: Die Störung $U_+(t)$ wächst exponentiell für $t < a/v$ und ist damit positiv. An diesem Verhalten ändert sich auch für $t > a/v$ nichts: da $U_+(t') > 0$ für alle $0 \leq t' < t$ gilt, folgt weiterhin $\dot{U}_+(t) > 0$, also wird die Störung immer größer.

Wären die stationären Pulse stabil, dann müßten die Störungen $U(0, t)$ und $U(a, t)$ zumindest beschränkt bleiben, damit aber auch die Variable $U_+(t)$. Da U_+ wächst, schließen wir, daß stationäre Pulse immer instabil gegenüber kleinen Störungen sind.

Die Frage bleibt offen, ob die Störungsgleichungen (3.9) und (3.10) im allgemeinen analytisch zu lösen sind.

Da wir im allgemeinen Fall aus dem linearisierten Problem keine Aussage über die Stabilität der Lösungen erhalten haben, werden wir diese im nächsten Kapitel numerisch untersuchen, und zwar durch Simulation der vollen nichtlinearen Gleichung.

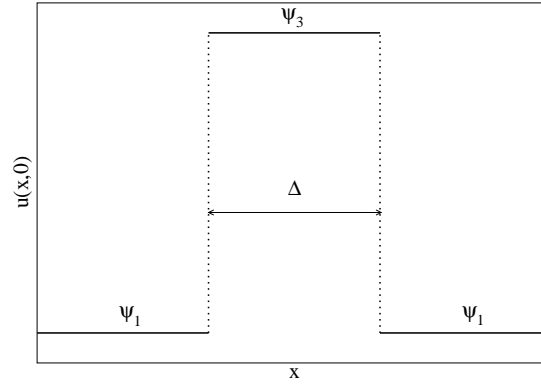


Abb. 3.11: Anfangsdaten für die numerische Simulationen. Es wird nur der Fall analysiert, wenn $f(\psi)$ drei Fixpunkte besitzt. Dabei sind ψ_1 und ψ_3 die zwei stabilen Fixpunkte (siehe Abschnitt 2.3.1).

3.5 NUMERISCHE LÖSUNGEN

Wir haben mit der im Kapitel 4 dargestellten Methode das System (2.5), (2.1) für verschiedene Parameterwerte numerisch simuliert. Als Anfangsbedingung wurde die in Bild 3.11 dargestellte Verteilung benutzt, die am Anfang der Simulation als stationär angenommen wird: Das Feld befindet sich im stabilen angeregten Zustand ψ_3 auf einem endlichen Intervall, im übrigen Raum befinden sich die Zellen im stabilen Ruhezustand ψ_1 . Eine solche Verteilung ist in einem realen Netz gut vorstellbar, sie kann zum Beispiel durch die lokale Wirkung einer äußeren Anregung erzeugt werden. Unser Interesse gilt folgenden Fragen: Wie entwickelt sich die Depolarisation u , nachdem eine solche lokalisierte Anregung beendet ist? Was ist die Dynamik der Grenze zwischen angeregten und nicht-angeregten Gebieten?

Als erstes wurde das Modell mit $\beta \rightarrow \infty$ und $\eta_1(t) = e^{-t}\Theta(t)$ für $h < 1/2$ und $v < v_{max}$ analysiert. Für diese Parameter haben wir im Abschnitt 3.3 die Koexistenz von laufenden Fronten und Pulsen erhalten. Die numerischen Simulationen zeigen, daß die Breite Δ des angeregten Intervalls in der Anfangsverteilung über das qualitative Verhalten des Systems entscheidet. Wenn dieses Intervall klein genug ist, bilden sich aus der Anfangsverteilung zwei Pulse, die auseinander laufen. Ein Beispiel hierfür ist in Abb. 3.12 dargestellt. Dabei beträgt die Breite der Anfangsverteilung etwa $1/3$ der Reichweite σ der synaptischen Verbindungen. Die Pulse breiten sich jedoch gedämpft aus, und nach einer gewissen Zeit wird der stationäre Ruhezustand ψ_1 erreicht. Wird die Breite Δ des angeregten Intervalls in der Anfangsverteilung größer gewählt, dann bilden sich zwei auseinander laufende Fronten. Der Parameter Δ entscheidet also darüber, ob für $t \rightarrow \infty$ der stabile Ruhezustand ψ_1 oder der stabile angeregte Zustand ψ_3 angestrebt wird. Im ersten Fall beobachtet man als transiente Lösung zwei gedämpft auseinander laufende Pulse, im zweiten Fall zwei auseinander laufende Fronten.

Wählt man nun $v > v_{max}$, so wird das folgende Verhalten beobachtet: Für große Werte von Δ bilden sich nach wie vor zwei auseinander laufende Fronten. Für kleine Werte von Δ entstehen hingegen keine laufenden Pulse mehr, die Lösung fällt auf den stabilen Ruhezustand, wie in Abb. 3.14 dargestellt.

Ein Sonderfall erhält man für $h = 1/2$. Im Abschnitt 3.3 wurde für diesen Parameterwert eine stationäre Front erhalten. Das Ergebnis der numerischen Simulationen hängt wieder von dem Parameter Δ der Anfangsverteilung ab. Für kleine Werte Δ fällt die Lösung auf den homogenen Zustand ψ_1 auf derselben Weise, wie im Abb. 3.14 dargestellt. Für große Werte Δ bildet sich eine stationäre Verteilung: Das Feld u ist angeregt auf einem endlichen Intervall, das durch zwei stationäre Fronten begrenzt wird (siehe Abb. 3.15). Dabei ist die Breite des angeregten Intervalls in der Endverteilung proportional zu Δ . Weiterhin ist der kritische Wert von Δ für die Bildung einer solchen Verteilung etwa eine Größenordnung höher als der kritische Wert für die Bildung zweier laufender Fronten im Falle $h < 1/2$.

Für $h > 1/2$ fällt die Anfangsverteilung immer auf den homogenen Ruhezustand zurück, und zwar unabhängig von Δ . Dies war auch zu erwarten, da wir nach Abschnitt 3.3 in diesem Fall nur die Bildung von Fronten erhalten haben, die sich in die Richtung der angeregten Halbebene bewegten. Für unsere Anfangsverteilung heißt dies, daß nun die entstehenden Fronten sich gegeneinander bewegen und gegenseitig zerstören.

Als nächstes wurde das Modell mit $\eta_2(t) = te^{-t}\Theta(t)$ untersucht. Die numerischen Simulationen zeigten ein ähnliches Verhalten zum System mit $\eta = \eta_1$: Es kann wieder zur Bildung zweier Pulse (wie im Abb. 3.16) oder Fronten (wie im Abb. 3.17) kommen, je nach der Breite Δ des angeregten Intervalls in der Anfangsverteilung. Allgemein wurde jedoch beobachtet, daß die Pulse stärker als im Falle $\eta = \eta_1$ gedämpft werden.

Von besonderem Interesse ist die Frage, ob diese Phänomene auch für allgemeinere Frequenzfunktionen $f(u)$ zu beobachten sind. Es wurde daher die Entwicklung derselben Anfangsverteilung für den Fall $\beta < \infty$ numerisch analysiert. Dabei müssen β und h nun so gewählt werden, daß die Funktion f drei Fixpunkte hat. Im Kapitel 2 wurde gezeigt, daß in diesem Fall zwei von diesen (ψ_1 und ψ_3) stabil sind. Diese Werte wurden für die Anfangsverteilung benutzt.

Die Ergebnisse zweier solcher Simulationen wurden in Abb. 3.18 und 3.19 dargestellt. Dabei wurden für einen besseren Vergleich mit Ausnahme von β dieselben Parameter wie in den Abb. 3.12 und 3.13 gewählt. Qualitativ erhält man dasselbe Verhalten wie vorher: Für kleine Werte von Δ bilden sich zwei gedämpft auseinander laufende Pulse, für größere Werte zwei Fronten. Der kritische Wert von Δ ist für endliche Werte von β größer als für $\beta \rightarrow \infty$, und die Lebensdauer der Pulse ist kürzer, d.h. je kleiner der Wert von β , desto stärker werden die Pulse gedämpft.

Die numerische Analyse zeigt, daß für $t \rightarrow \infty$ *fast immer* einer der homogenen stationären Zustände angestrebt wird. Die Wahl des Endzustandes wird durch den Parameter Δ gesteuert, der die Breite des angeregten Intervalls in der Anfangsverteilung angibt. Dabei erfolgt der Übergang der Anfangsverteilung in den homogenen Zustand durch Bildung der im letzten Abschnitt beschriebenen laufenden Fronten und Pulse.

Die einzige Ausnahme vom obigen Verhalten erhält man im Falle $h = 1/2$. Für diesen Parameterwert wird für $t \rightarrow \infty$ ein inhomogener stationärer Zustand erreicht. Bemerkenswert ist, daß in diesem Fall der Endzustand von der Breite der Anfangsverteilung ebenfalls beeinflußt wird.

Die numerische Analyse zeigt, daß Fronten stabil und Pulse instabil sind. Wenn sich aus der Anfangsverteilung laufende Fronten bilden, dann erreichen diese nach einer gewissen Zeit ein stationäres Profil und breiten sich mit konstanter Geschwindigkeit unverändert weiter. Die Pulse erreichen dagegen kein stationäres Profil und werden gedämpft, bis schließlich der Grundzustand erreicht wird.

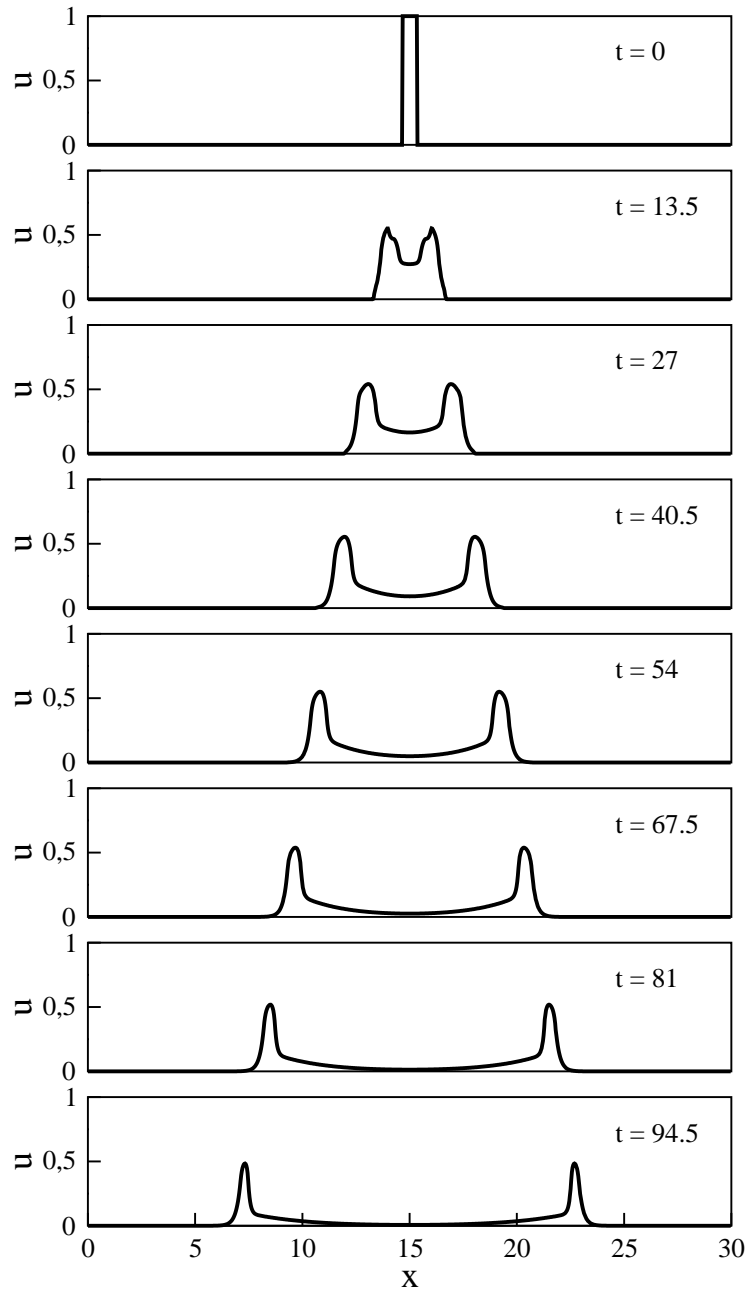


Abb. 3.12: Bildung zweier auseinander laufender Pulse für $\eta = \eta_1$ und folgende Parameterwerte: $v = 0.1$, $h = 0.35$, $\beta = \infty$, $\Delta = 0.67$. Die zwei Pulse sind gedämpft, die Lösung erreicht für größere Zeiten den stabilen Grundzustand $u \equiv 0$.

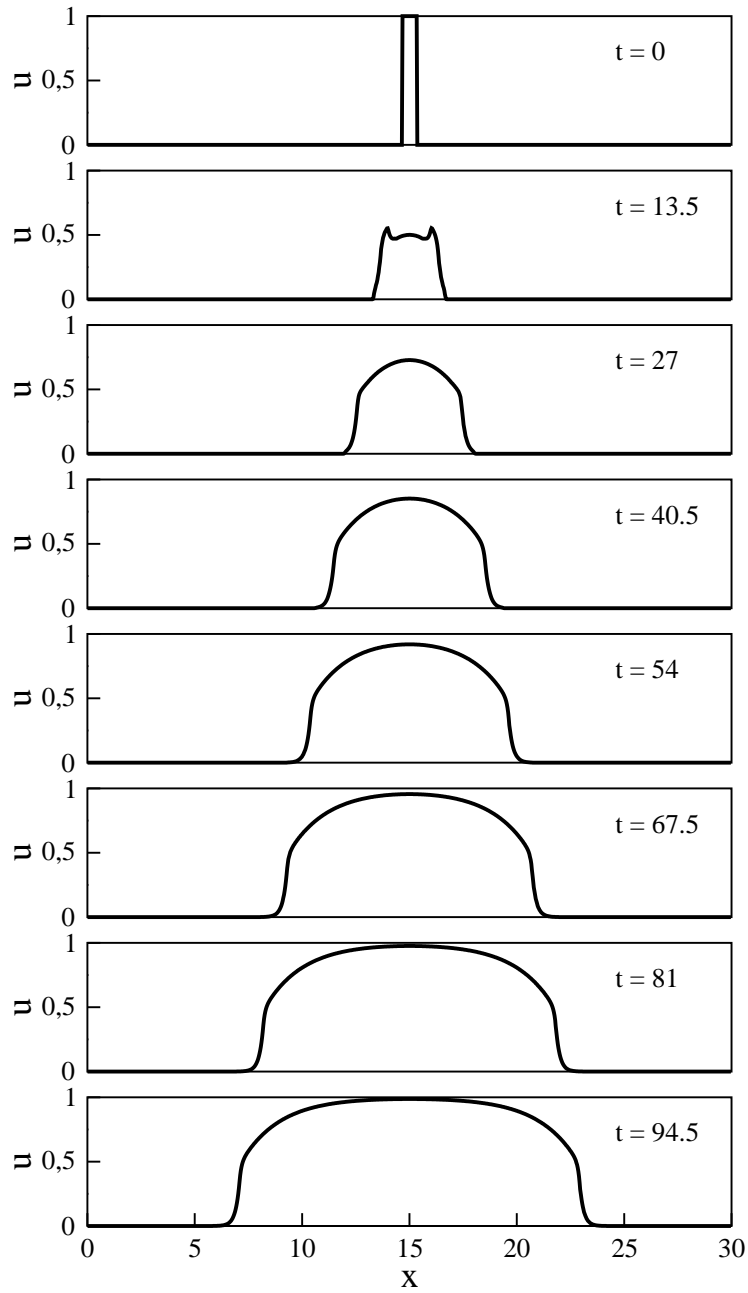


Abb. 3.13: Bildung zweier auseinander laufender Fronten für $\eta = \eta_1$ und folgende Parameterwerte: $v = 0.1$, $h = 0.35$, $\beta = \infty$, $\Delta = 0.672$. Die Lösung erreicht für größere Zeiten den stabilen angeregten Zustand $u \equiv 1$.

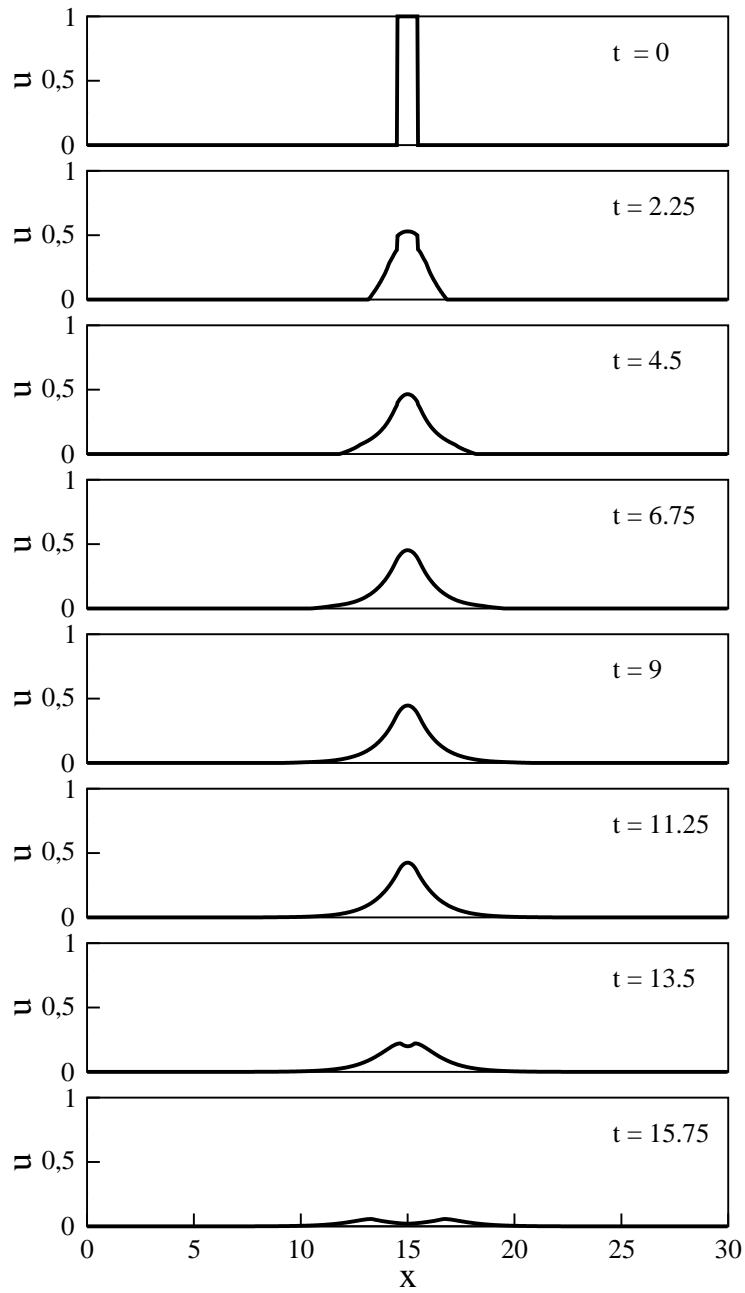


Abb. 3.14: Entwicklung der Anfangsverteilung für $\eta = \eta_1$ und folgende Parameterwerte: $v = 0.6$, $h = 0.35$, $\beta = \infty$, $\Delta = 0.966$. Der Wert für v liegt außerhalb des Existenzbereichs von laufenden Pulsen.

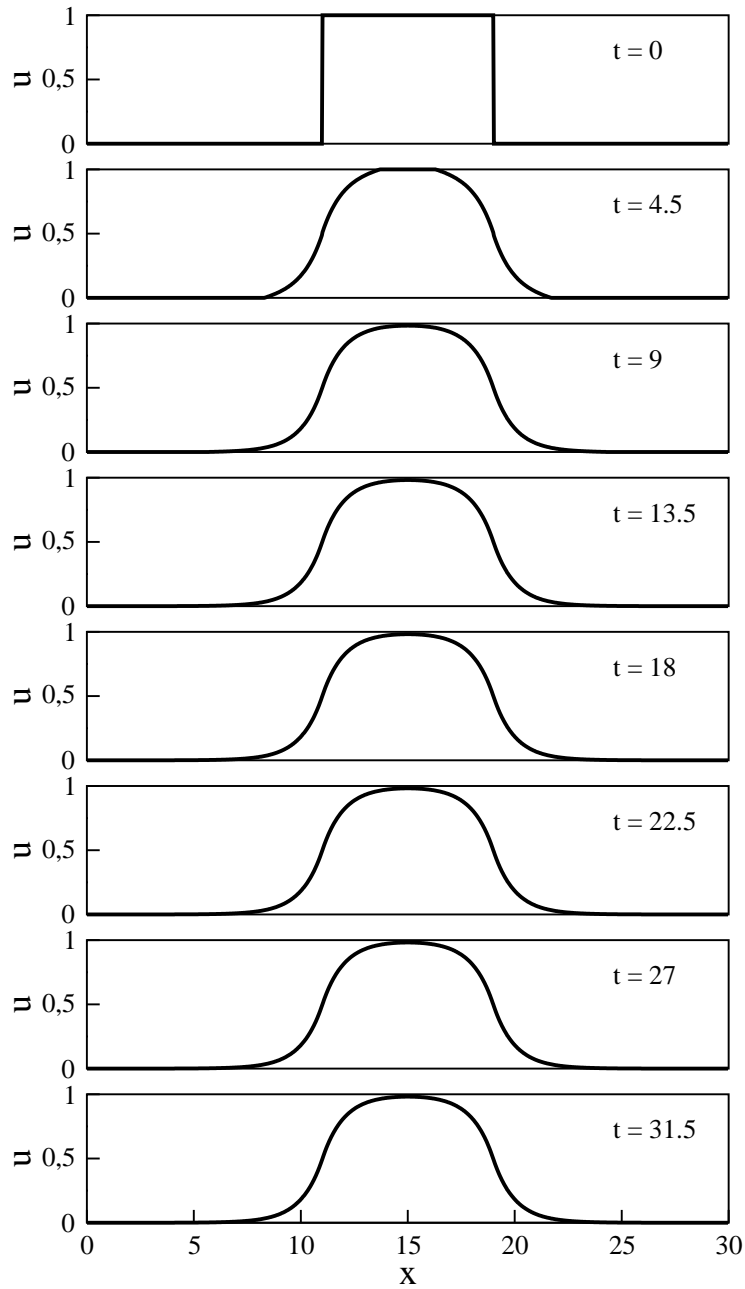


Abb. 3.15: Bildung einer stationären Verteilung begrenzt durch zwei stationäre Fronten für $\eta = \eta_1$ und folgende Parameterwerte: $v = 0.6$, $h = 0.5$, $\beta = \infty$, $\Delta = 8$. Für größere Werte von Δ ist auch die Breite des angeregten Bereichs in der Endverteilung größer.

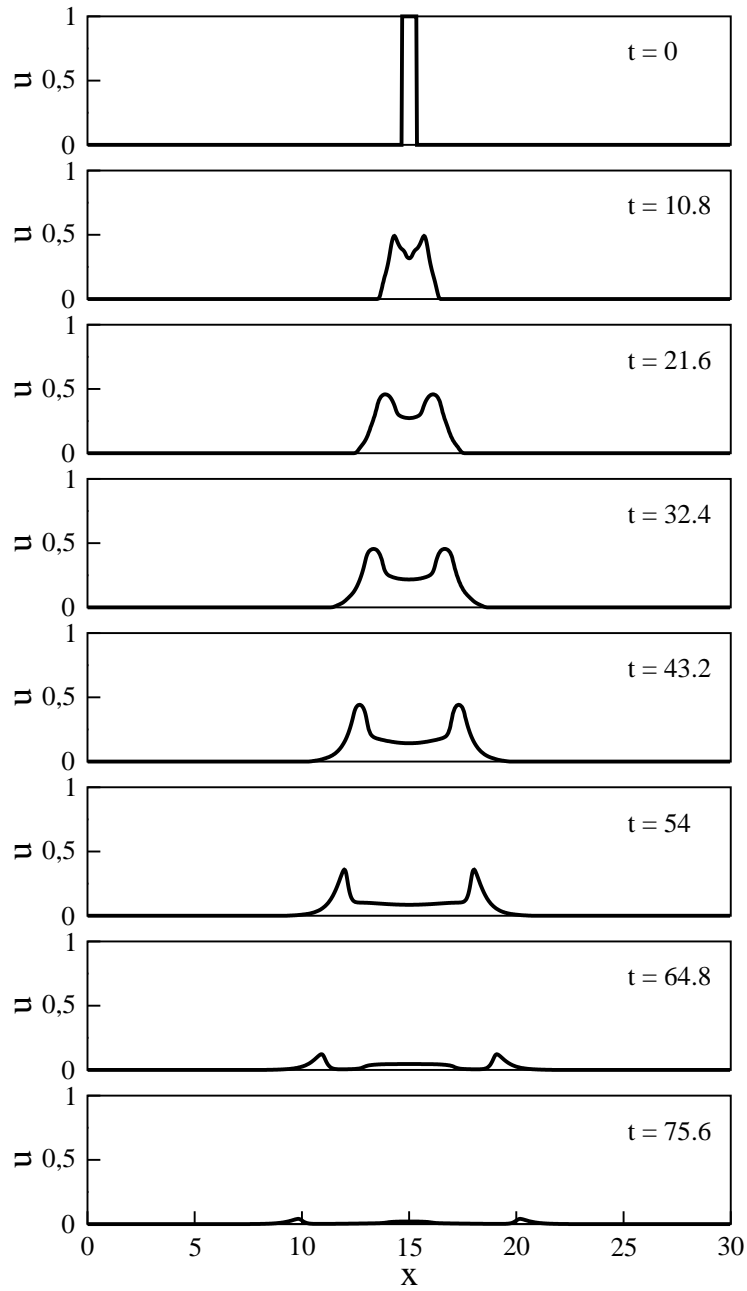


Abb. 3.16: Bildung zweier gedämpft auseinander laufender Pulse für $\eta = \eta_2$ und folgende Parameterwerte: $v = 0.1$, $h = 0.35$, $\beta = \infty$, $\Delta = 0.682$. Die Lösung erreicht für größere Zeiten den stabilen Grundzustand $u \equiv 0$.

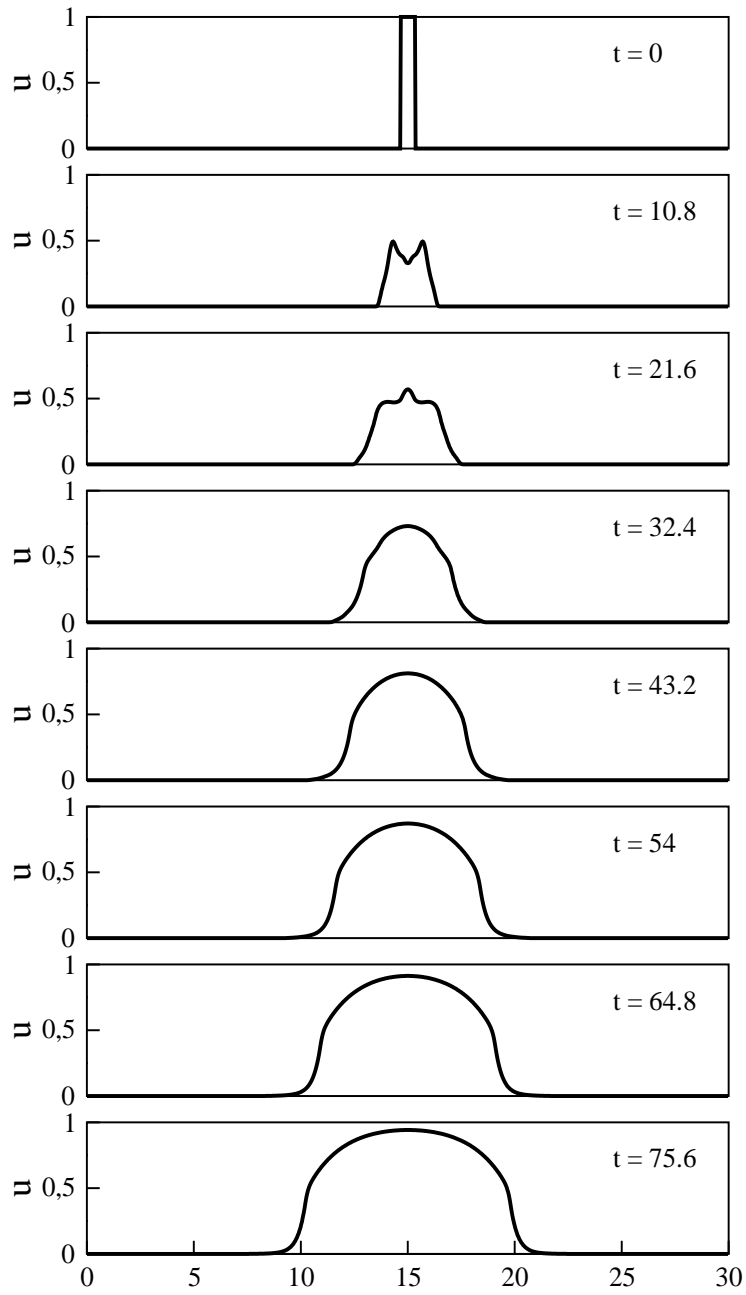


Abb. 3.17: Bildung zweier auseinander laufender Fronten für $\eta = \eta_2$ und folgende Parameterwerte: $v = 0.1$, $h = 0.35$, $\beta = \infty$, $\Delta = 0.684$. Die Lösung erreicht für größere Zeiten den stabilen angeregten Zustand $u \equiv 1$.

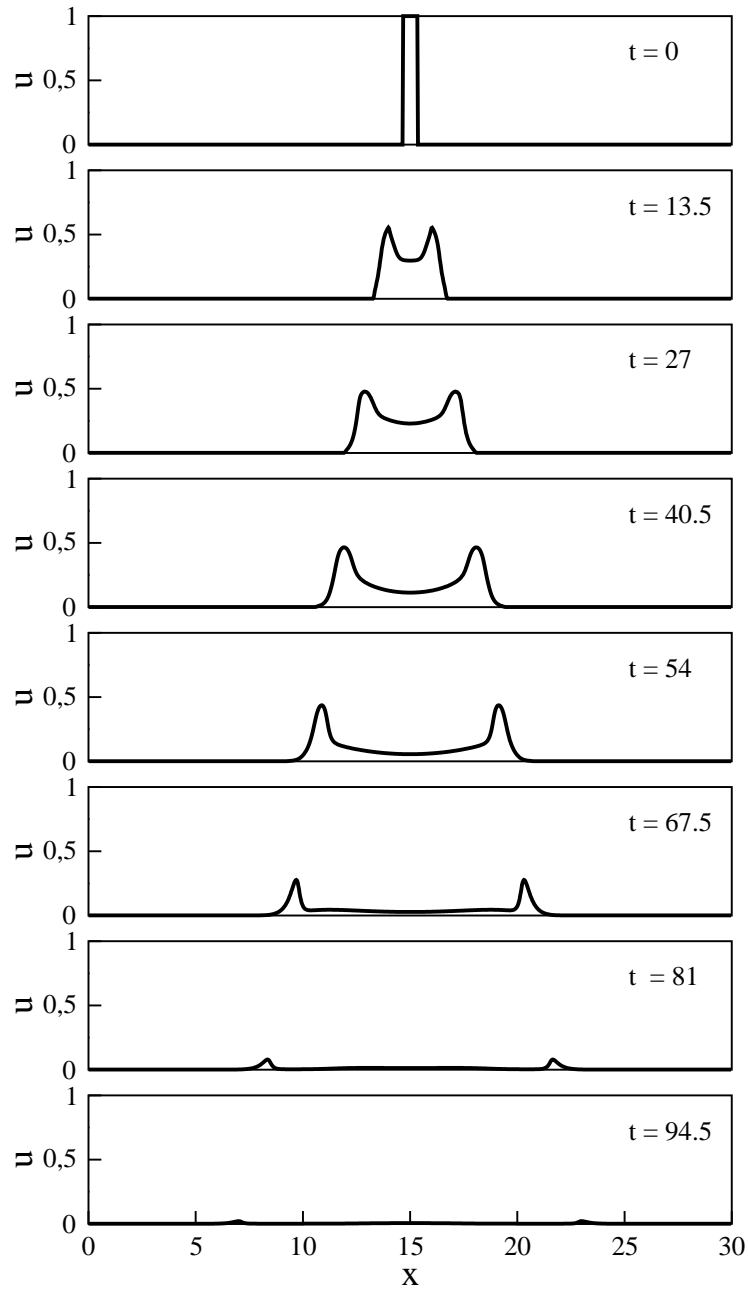


Abb. 3.18: Bildung zweier auseinander laufender Pulse für $\eta = \eta_1$ und folgende Parameterwerte: $v = 0.1$, $h = 0.35$, $\beta = 20$, $\Delta = 0.708$. Die zwei Pulse sind gedämpft, die Lösung erreicht für größere Zeiten den stabilen Grundzustand $u \equiv \psi_1$.

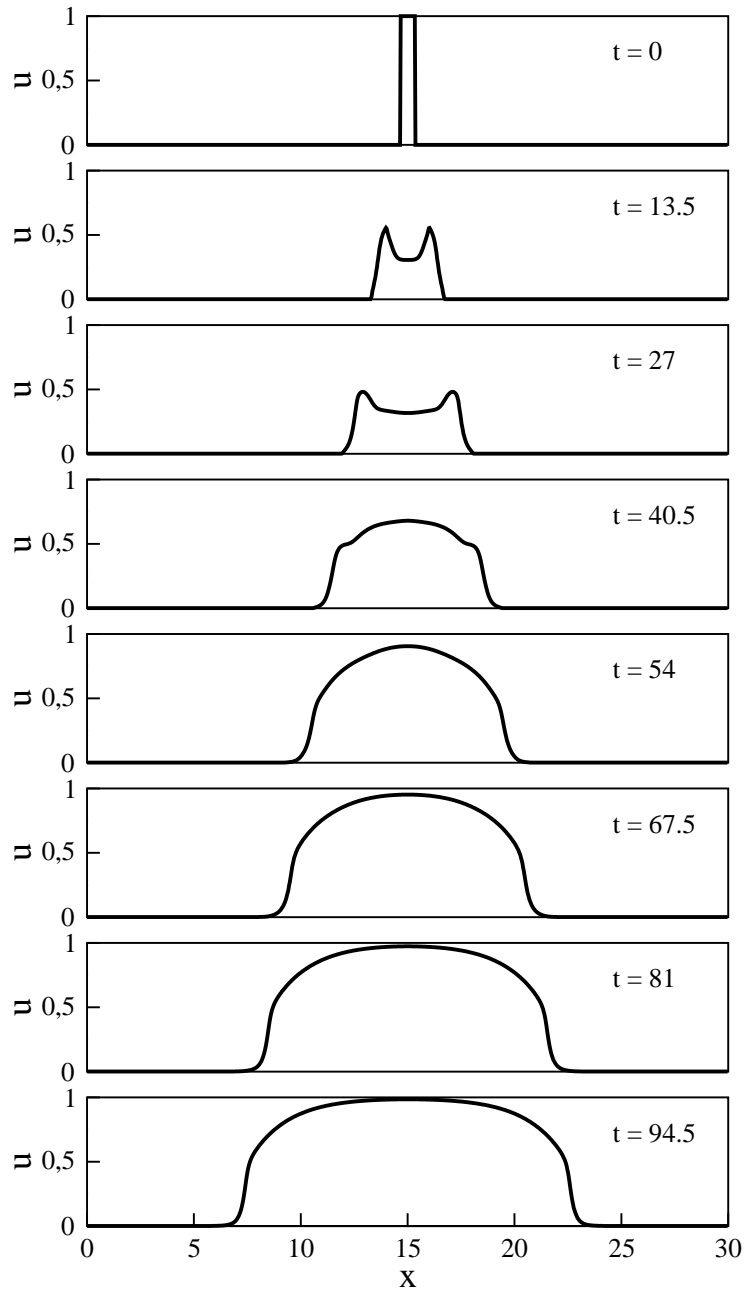


Abb. 3.19: Bildung zweier auseinander laufender Fronten für $\eta = \eta_1$ und folgende Parameterwerte: $v = 0.1$, $h = 0.35$, $\beta = 20$, $\Delta = 0.710$. Die Lösung erreicht für größere Zeiten den stabilen angeregten Zustand $u \equiv \psi_3$.

4 EIN VERALLGEMEINERTES GINZBURG-LANDAU FUNKTIONAL

Die numerischen Simulationen des letzten Kapitels haben gezeigt, daß die Dynamik des Systems nach schnellen anfänglichen Änderungen einen stationären Zustand anstrebt (entweder der homogene Ruhezustand oder eine stationäre Front). Dieses Verhalten läßt vermuten, daß die Feldgleichung (1.2) mit einem zu minimierenden Potential verbunden ist (vgl. [Be2]). In diesem Kapitel wird ein solches Energiefunktional vorgestellt. Es lassen sich in diesem Rahmen sowohl die Ausbreitungsrichtung einer Front, als auch die Tatsache, daß es eine Mindestbreite des angeregten Intervalls notwendig für die Entstehung einer Front ist, erklären.

4.1 EIN ENERGIEFUNKTIONAL FÜR DAS NEURONALE-FELD-MODELL

Wir betrachten das folgende Funktional

$$F[\rho] = \frac{1}{4} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(x-x') [\rho(x,t) - \rho(x',t)]^2 dx dx' + \int_{-\infty}^{\infty} W(\rho(x,t)) dx. \quad (4.1)$$

Darin sind $w(x-x')$ wie bisher ein normierter, symmetrischer Kern, und

$$W(\rho) = h\rho + \frac{1}{\beta} [\rho \ln \rho + (1-\rho) \ln(1-\rho)] - \frac{\rho^2}{2}.$$

Für diese Funktion gilt

$$W'(\rho) = f^{-1}(\rho) - \rho,$$

wobei f^{-1} die Inverse der in (1.1) definierten Frequenzfunktion bezeichnet. Wenn die Schwelle h und der Anstieg β so gewählt sind, daß f drei Fixpunkte besitzt, dann hat W zwei Minima, die den stabilen Fixpunkten ψ_1 und ψ_3 entsprechen (siehe Bild 4.1). Für die Pulsrate ρ gilt nach wie vor $0 \leq \rho \leq 1$.

(4.1) kann als eine nicht-lokale Verallgemeinerung des Ginzburg-Landau Funktional aufgefaßt werden. Es bestraft räumliche Inhomogenitäten und Werte, die von den zwei Gleichgewichtszustände (die Minima von W) unterschiedlich sind. Im Gegensatz zum klassischen Ginzburg-Landau Funktional benachteiligt (4.1) jedoch nicht nur lokale Unterschiede von ρ . Wie bereits in [Ba1] erwähnt, kann man das klassische Ginzburg-Landau-Funktional

$$F_{GL}[\rho] = \frac{1}{2} \int_{-\infty}^{\infty} |\nabla \rho(x,t)|^2 dx + \int_{-\infty}^{\infty} W(\rho(x,t)) dx$$

als eine Näherung erster Ordnung für (4.1) verstehen. Nicht-lokale Ginzburg-Landau Funktionale sind in der Physik u.a. in Zusammenhang mit Kontinuum-Ising-Modelle, nicht-lokalem Ferromagnetismus oder binären Legierungen bekannt (siehe zum Beispiel [Gia] sowie die Diskussion in [Ba2]). Unseres Wissens wurden sie jedoch noch nicht in Verbindung mit neuronalen Feld-Modellen gebracht.

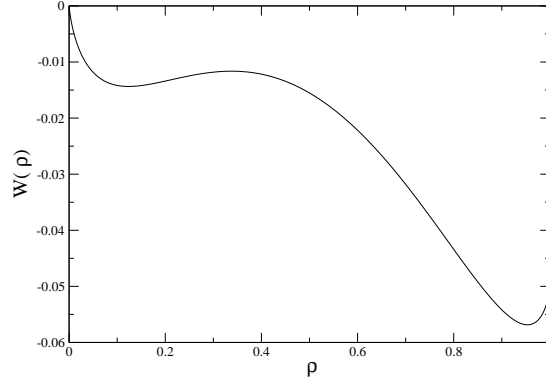


Abb. 4.1: Das Potential $W(\rho)$ für $h = 0.45$, $\beta = 6$. Die Extrema von W sind die Fixpunkte von f , die Minima entsprechen den zwei stabilen Fixpunkte (siehe Abschnitt 2.4). Für $h > 0.5$ ist das linke Minimum tiefer, für $h < 0.5$, wie hier, das rechte. Bei $h = 0.5$ sind beide Minima von W gleich.

Die Funktionalableitung von (4.1) ist gegeben durch (siehe Anhang A.5)

$$\frac{\delta F[\rho]}{\delta \rho}(x, t) = f^{-1}(\rho(x, t)) - \int_{-\infty}^{\infty} w(x - x') \rho(x', t) dx'. \quad (4.2)$$

Andererseits läßt sich das Neuronale-Feld-Modell (1.2) für $\eta(t) = e^{-t}\Theta(t)$ und im nichtretardierte Fall, d.h. für $v = \infty$, auf die Form

$$\dot{u}(x, t) = -u(x, t) + \int_{-\infty}^{\infty} w(x - x') f(u(x', t)) dx'$$

bringen. Wir gehen zu der Variablen $\rho = f(u)$ über und erhalten

$$\dot{\rho}(x, t) = f'(u) \dot{u}(x, t) = \frac{1}{\frac{df^{-1}}{d\rho}(\rho)} \left[-f^{-1}(\rho(x, t)) + \int_{-\infty}^{\infty} w(x - x') \rho(x', t) dx' \right].$$

Der Vergleich mit (4.2) zeigt, daß das Neuronale-Feld-Modell in der Form

$$\dot{\rho}(x, t) = -\frac{1}{\frac{df^{-1}}{d\rho}} \frac{\delta F[\rho]}{\delta \rho}$$

geschrieben werden kann. Für die Zeitableitung von F gilt damit

$$\dot{F} = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{\delta F[\rho]}{\delta \rho} \dot{\rho} dx = - \int_{-\infty}^{\infty} \frac{df^{-1}}{d\rho} \dot{\rho}^2 \leq 0,$$

da die Funktion f^{-1} monoton wachsend ist. Die Dynamik der Variable $\rho(x, t)$ erfolgt also immer derart, daß das Funktional F minimiert wird.

4.2 PHYSIKALISCHE INTERPRETATION DER WELLENEIGENSCHAFTEN

Das absolute Minimum des Funktionals F wird erreicht, wenn das System homogen ist, und sich in dem Zustand befindet, der durch das globale Minimum von W gegeben ist. Schreibt man jedoch zum Beispiel folgende Anfangsdaten vor

$$\rho(x, 0) = \begin{cases} \rho_+, & \text{für } x \geq 0 \\ \rho_-, & \text{für } x < 0 \end{cases},$$

wobei $\rho_- < \rho_+$ die zwei Minima von W sind, so kann dieses globale Minimum nicht in endlicher Zeit erreicht werden, da das betrachtete Intervall unendlich ist. Um das Divergieren des zweiten Integrals in (4.1) zu vermeiden, müssen wir uns aber sowieso auf beschränkte Intervalle $(-R, +R)$ zurückziehen. Auf das erste Integral in (4.1) hat dies wenig Einfluß, solange das betrachtete Intervall hinreichend groß ist, so daß der wesentliche Einflußbereich des Kerns w beinhaltet wird. Dies war in den numerischen Simulationen des letzten Kapitels auch der Fall.

Wir nehmen an, daß sich nach einer gewissen Zeit eine stationäre Front einstellt, die sich mit der konstanten Geschwindigkeit v ausbreitet. Wegen der Translationsinvarianz bleibt der erste Term

$$F_1 = \frac{1}{4} \int_{-R}^R \int_{-R}^R w(x - x') [\rho(x, t) - \rho(x', t)]^2 dx dx'$$

jetzt praktisch konstant, solange die Front sich weit genug (im Vergleich zur Reichweite von w) vom Rande des betrachteten Intervalls befindet.

Für den zweiten Term gilt mit $\rho(x, t) = \rho(x - ct)$

$$\begin{aligned} \dot{F}_2 &= \int_{-R}^R W'(\rho(x, t)) \dot{\rho}(x, t) dx = -c \int_{-R}^R W'(\rho(x, t)) \partial_x \rho(x, t) dx \\ &= -c[W(\rho(R, t)) - W(\rho(-R, t))]. \end{aligned}$$

Wenn die Front noch nicht den Rand erreicht hat, gelten nach wie vor $\rho(R, t) = \rho_+$ und $\rho(-R, t) = \rho_-$. Damit erhalten wir

$$\dot{F}_2 = -c[W(\rho_+) - W(\rho_-)].$$

Solange das System das Gleichgewicht noch nicht erreicht hat, muß $\dot{F}_2 = \dot{F} < 0$ gelten. Hieraus folgt, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit v und die Differenz $W(\rho_+) - W(\rho_-)$ dasselbe Vorzeichen haben müssen. Wir finden also auf einfacher Weise das Resultat aus [Er2] wieder (siehe auch Anhang A.4), das nun eine physikalische Interpretation bekommt: die Bewegung einer Front erfolgt derart, daß die Punkte des Feldes vom metastabilen Zustand in den stabileren wechseln. Für $h < 0.5$ ist der angeregte Zustand ρ_+ stabiler, für $h > 0.5$ dagegen der Grundzustand. Bei $h = 0.5$ tritt eine Pattsituation ein: Das System kann sich zwischen den beiden gleich stabilen Zustände nicht entscheiden, eine stationäre Front stellt sich ein.

Voraussetzung für das Erreichen des absoluten Minimums von F ist jedoch, daß das System genügend Energie besitzt, um über eine eventuelle Barriere zu kommen, die auf den Weg dorthin auftritt: Um in den stabilsten Zustand zu wechseln, muß jeder Punkt des Feldes den Wert durchqueren, die dem Maximum von W entspricht.

Wir betrachten nun die Energie der bei den numerischen Simulationen benutzten Anfangsverteilung, d.h.

$$\rho(x, 0) = \begin{cases} \rho_+, & \text{für } x \in [0, \Delta] \\ \rho_-, & \text{sonst} \end{cases}.$$

Der zweite Term in (4.1) ist gegeben durch

$$F_2^0(\Delta) = [\Delta W_{\rho_+} + (2R - \Delta)W_{\rho_-}] = [2RW_{\rho_-} + \Delta(W_{\rho_+} - W_{\rho_-})].$$

Für den im Kapitel 4 betrachteten Fall $h < 0.5$ gilt $W_{\rho_+} < W_{\rho_-}$, also erhalten wir

$$\frac{dF_2^0}{d\Delta} = W_{\rho_+} - W_{\rho_-} < 0.$$

Für den nicht-lokalen Beitrag bekommen wir (siehe Anhang A.6)

$$F_1^0(\Delta) = \frac{\sigma}{2}(\rho_+ - \rho_-)^2(1 - e^{-\Delta/\sigma}),$$

mit

$$\frac{dF_1^0}{d\Delta} = \frac{1}{2}(\rho_+ - \rho_-)^2 e^{-\Delta/\sigma} > 0.$$

Damit sich Fronten ausbreiten, muß ein Wachstum von Δ energetisch begünstigt werden, d.h. es muß gelten

$$\frac{dF^0}{d\Delta} = \frac{dF_1^0}{d\Delta} + \frac{dF_2^0}{d\Delta} \leq 0.$$

Während $\frac{dF_2^0}{d\Delta}$ eine Konstante ist, hängt jedoch $\frac{dF_1^0}{d\Delta}$ weiterhin von Δ ab, und zwar monoton fallend. Es gibt daher offensichtlich einen kritischen Wert Δ_{cr} , bei welchem $\frac{dF^0}{d\Delta}$ sein Vorzeichen wechselt. Dies erklärt, natürlich nur im nichtretardierte Fall, warum sich Fronten erst ab einer gewissen Breite des angeregten Intervalls ausbreiten können.

5 NUMERISCHE METHODE

Wie im Kapitel 2 gezeigt wurde, erhält man im einfachsten Fall aus dem Neuronalen-Feld-Modell in der PDG-Formulierung eine gedämpfte Wellengleichung mit nichtlinearer Quelle. In diesem Kapitel wird das numerische Verfahren beschrieben, das in dieser Arbeit zur Simulation der Wellenausbreitung benutzt wurde.

5.1 EIN INHOMOGENES HYPERBOLISCHES SYSTEM

Im Kapitel 2 wurde gezeigt, daß sich die Integralgleichung (1.2) für exponentiell abfallende Synapsendichte auf das System

$$\begin{aligned} Lu &= \psi, \\ \rho &= f(u), \\ \psi_{tt} - v^2 \psi_{xx} + 2\omega_0 \psi_t + \omega_0^2 \psi &= \omega_0^2 \rho + \omega_0 \rho_t, \end{aligned} \tag{5.1}$$

reduziert. Im Gegensatz zur ursprünglichen Modellgleichung, die retardiert ist, wobei sich die Verzögerung sogar bis $t \rightarrow -\infty$ erstreckt, ist das obige System lokal in Raum und Zeit und setzt nur die Kenntnis geeigneter Randdaten sowie der Anfangsverteilungen von u , u_t und entsprechenden höheren Zeitableitungen von u , je nach der Ordnung des Operators L , voraus.

Die letzte Gleichung aus (5.1) läßt sich durch Einführung einer Hilfsvariablen $\varphi(x, t)$ auf die Form

$$\begin{aligned} \psi_t - v\varphi_x &= -\omega_0 \psi + \omega_0 \rho, \\ \varphi_t - v\psi_x &= -\omega_0 \varphi, \end{aligned}$$

bringen, was weiter in der Form einer Erhaltungsgleichung

$$\partial_t \vec{q} + \partial_x \vec{F}(\vec{q}) = \vec{S} \tag{5.2}$$

geschrieben werden kann mit dem Zustandsvariablenvektor

$$\vec{q} = \begin{pmatrix} \psi \\ \varphi \end{pmatrix},$$

der linearen Flußfunktion

$$\vec{F}(\vec{q}) = \begin{pmatrix} 0 & -v \\ -v & 0 \end{pmatrix} \vec{q}$$

und der nichtlinearen Quelle

$$\vec{S}(\vec{q}) = \begin{pmatrix} \omega_0(\rho - \psi) \\ -\omega_0 \varphi \end{pmatrix}.$$

Wir wollen die Modellgleichung in dieser Darstellung simulieren. Dabei hängt der nichtlineare Quellterm in einer komplizierten Weise vom Vektor der Zustandsvariablen

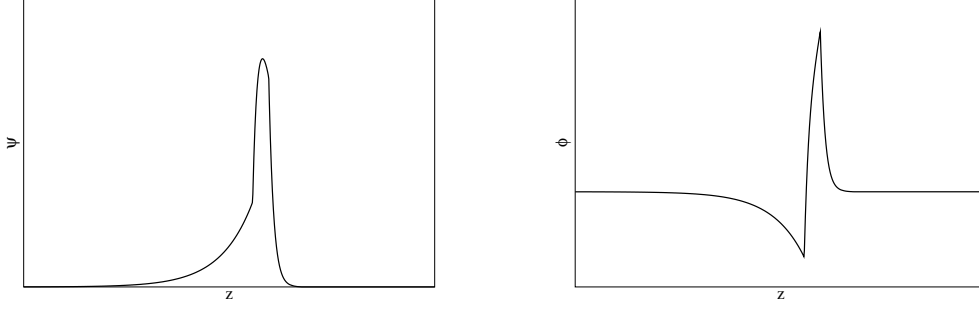


Abb. 5.1: Die zu simulierenden Pulse in den Variablen ψ (links) und φ (rechts) haben an den Stellen $u = h$ Unstetigkeiten in den ersten Ableitungen.

ab: Zu seiner Auswertung müssen die ersten beiden Gleichungen des Systems (5.1) herangezogen werden.

Bei der obigen Herleitung wurde angenommen, daß die gesuchte Lösung u hinreichend regulär ist, so daß ψ und φ überall differenzierbar sind. Die im Fall $f(u) = \theta(u - h)$ im letzten Kapitel berechneten Pulslösungen erfüllen jedoch diese Voraussetzung nicht. Die Funktion

$$\psi = u + u_t = g(x - ct) - cg'(x - ct)$$

besitzt nämlich bei $x = ct$ und $x = ct + a$ Unstetigkeiten in der Ableitung. Berechnet man auch die Hilfsfunktion φ

$$\varphi_t + \omega_0 \varphi = v\psi_x,$$

dann erhält man eine stückweise glatte Funktion mit zwei spitzen Ecken bei $x = ct$ und $x = ct + a$ (siehe Bild 4.1). Solche Lösungen erfüllen das Differentialgleichungssystem nicht mehr überall im klassischen Sinne, sind aber immer noch Lösungen der integralen Erhaltungsgleichungen. Diese bekommt man durch Integration von (5.2) auf einem rechteckigen Kontrollvolumen $[x_1, x_2] \times [t_1, t_2]$:

$$\begin{aligned} \int_{x_1}^{x_2} \bar{q}(x, t_2) dx &= \int_{x_1}^{x_2} \bar{q}(x, t_1) dx + \int_{t_1}^{t_2} \vec{F}(\bar{q}(x_1, t)) dt - \int_{t_1}^{t_2} \vec{F}(\bar{q}(x_2, t)) dt \\ &+ \int_{x_1}^{x_2} \int_{t_1}^{t_2} \vec{S}(x, t) dt dx. \end{aligned}$$

Erfolgsversprechende Verfahren basieren auf dieser integralen Formulierung der Erhaltungsgleichungen (vgl. [Bad, LeV]).

Der homogene Anteil des Systems ist linear und kann mit Standardverfahren, z.B. mit der Godunov-Methode, gelöst werden. Um die inhomogene Gleichung zu lösen,

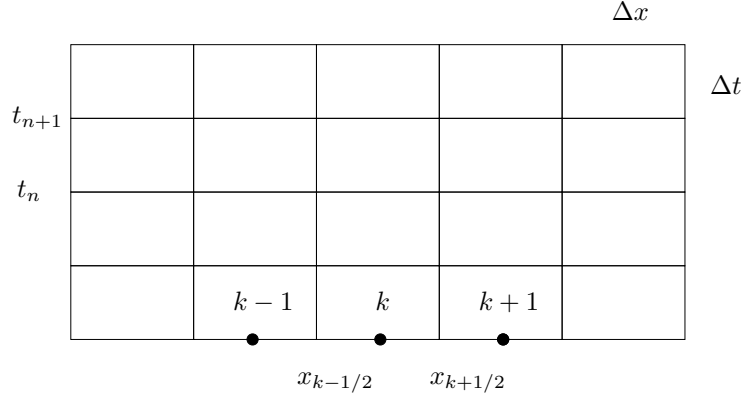


Abb. 5.2: Diskretisierung der $x-t$ Ebene. Die x -Achse wird in finite Volumen unterteilt, die um die Stützpunkte x_k zentriert sind.

verwenden wir eine sogenannte *Splitting-Methode*, indem wir alternativ den homogenen und den inhomogenen Anteil der Gleichung lösen:

1. Zuerst wird der homogene Anteil

$$\int_{x_1}^{x_2} \vec{q}(x, t_2) dx = \int_{x_1}^{x_2} \vec{q}(x, t_1) dx + \int_{t_1}^{t_2} \vec{F}(\vec{q}(x_1, t)) dt - \int_{t_1}^{t_2} \vec{F}(\vec{q}(x_2, t)) dt \quad (5.3)$$

des Systems mit dem im nächsten Abschnitt beschriebenen Verfahren über einen Zeitschritt gelöst und eine Zwischenlösung gefunden.

2. Anschließend wird mit der erhaltenen Lösung für ψ die gewöhnliche Differentialgleichung

$$Lu = \psi$$

integriert und die nichtlineare Inhomogenität \vec{S} ausgewertet.

3. Schließlich erfolgt das Lösen des inhomogenen Anteils

$$\vec{q}_t = \vec{S},$$

das sich wiederum auf das Lösen eines Systems von gewöhnlichen Differentialgleichungen reduziert.

5.2 DAS GODUNOV-VERFAHREN

Um die Lösung des homogenen linearen Systems zu bestimmen, benutzen wir das klassische Verfahren von Godunov. Wir diskretisieren die $x-t$ Ebene mit den Schrittweiten Δx und Δt und definieren die diskreten Stützpunkte

$$x_k = k\Delta x,$$

$$t_n = n\Delta t.$$

Es ist ebenfalls hilfreich die Zwischenpunkte

$$x_{k+1/2} = x_k + \frac{\Delta x}{2} = \left(k + \frac{1}{2}\right) \Delta x$$

zu definieren. Das räumliche Lösungsgebiet wird in Zellen

$$x_{k-1/2} \leq x \leq x_{k+1/2}$$

unterteilt, die um die Stützpunkte x_k zentriert sind.

Bei der Godunov Methode werden die numerischen Näherungen \bar{q}_k^n als Approximationen der Zellmittelwerte

$$\bar{q}_k^n \equiv \frac{1}{\Delta x} \int_{x_{k-1/2}}^{x_{k+1/2}} \bar{q}(x, t_n) dx$$

interpretiert. Man spricht daher von einem Finite-Volumen-Verfahren. Aus der numerischen Approximation bei t_n wird eine stückweise konstante Funktion $\vec{Q}^n(x, t_n)$ definiert, die in jeder Zelle $x_{k-1/2} < x < x_{k+1/2}$ den Zellmittelwert \bar{q}_k^n annimmt. Mit $\vec{Q}^n(x, t_n)$ als Anfangsdaten läßt sich für $t_n < t < t_{n+1}$ die exakte Lösung $\vec{Q}^n(x, t)$ des Problems bestimmen. Dabei muß an jeder Zellgrenze $x_{k+1/2}$ ein sogenanntes *Riemann-Problem*

$$\vec{Q}_t^n + \vec{F}(\vec{Q}^n)_x = 0 \text{ für } t \geq t_n,$$

$$\vec{Q}^n(x, t_n) = \bar{q}_k^n \text{ für } x < x_{k+1/2},$$

$$\vec{Q}^n(x, t_n) = \bar{q}_{k+1}^n \text{ für } x > x_{k+1/2}$$

gelöst werden (siehe Abschnitt 4.2.1). Nachdem die Lösung $\vec{Q}^n(x, t)$ in $[t_n, t_{n+1}]$ durch das Aneinanderreihen der Lösungen von Riemann-Problemen bestimmt ist, wird der neue Mittelwert bei t_{n+1} ausgerechnet gemäß

$$\bar{q}_k^{n+1} = \frac{1}{\Delta x} \int_{x_{k-1/2}}^{x_{k+1/2}} \vec{Q}^n(x, t_{n+1}) dx. \quad (5.4)$$

Diese Werte werden wieder zur Konstruktion stückweise konstanter Daten \vec{Q}^{n+1} eingesetzt, und das Ganze wird wiederholt.

Die Mittelwerte in (5.4) können mit Hilfe der Integralform (5.3) der Erhaltungsgleichung ausgewertet werden. Da \vec{Q}^n eine exakte Lösung darstellt, gilt

$$\begin{aligned} \int_{x_{k-1/2}}^{x_{k+1/2}} \vec{Q}^n(x, t_{n+1}) dx &= \int_{x_{k-1/2}}^{x_{k+1/2}} \vec{Q}^n(x, t_n) dx + \int_{t_n}^{t_{n+1}} \vec{F}(\vec{Q}^n(x_{k-1/2}, t)) dt \\ &\quad - \int_{t_n}^{t_{n+1}} \vec{F}(\vec{Q}^n(x_{k+1/2}, t)) dt. \end{aligned}$$

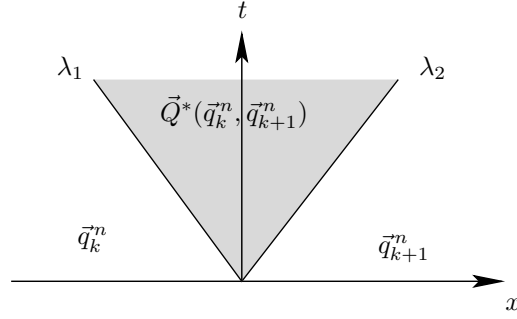


Abb. 5.3: Struktur der Lösung des Riemann-Problems für ein 2×2 System linearer Gleichungen.

Durch Division mit Δt , und wegen $\vec{Q}^n(x, t_n) \equiv \vec{q}_k^n$ auf dem Intervall $(x_{k-1/2}, x_{k+1/2})$, erhalten wir

$$\vec{q}_k^{n+1} = \vec{q}_k^n - \frac{\Delta t}{\Delta x} \left[\vec{F}(\vec{q}_k^n, \vec{q}_{k+1}^n) - \vec{F}(\vec{q}_{k-1}^n, \vec{q}_k^n) \right],$$

wobei der numerische Fluß als

$$\vec{F}(\vec{q}_k^n, \vec{q}_{k+1}^n) = \frac{1}{\Delta t} \int_{t_n}^{t_{n+1}} \vec{F}(\vec{Q}^n(x_{k+1/2}, t)) dt$$

definiert ist. Die Auswertung des Integrals in der letzten Gleichung ist trivial, wenn der Zeitschritt klein genug gewählt ist: Die Lösung des Riemann-Problems \vec{Q}^n in dem Punkt $x_{k+1/2}$ ist dann konstant für $t_n < t < t_{n+1}$ und hängt nur von den Werten \vec{q}_k^n und \vec{q}_{k+1}^n ab (siehe Abschnitte 4.2.1 und 4.2.2). Wir bezeichnen diesen Wert mit $\vec{Q}^*(\vec{q}_k^n, \vec{q}_{k+1}^n)$ und erhalten für die Godunov Methode

$$\vec{q}_k^{n+1} = \vec{q}_k^n - \frac{\Delta t}{\Delta x} \left[\vec{F} \left(\vec{Q}^*(\vec{q}_k^n, \vec{q}_{k+1}^n) \right) - \vec{F} \left(\vec{Q}^*(\vec{q}_{k-1}^n, \vec{q}_k^n) \right) \right].$$

5.2.1 DAS RIEMANN-PROBLEM FÜR LINEARE 2×2 SYSTEME

Für unser Problem läßt sich der Fluß als $\vec{F}(\vec{q}) = A\vec{q}$ mit der Matrix

$$A = \begin{pmatrix} 0 & -v \\ -v & 0 \end{pmatrix}$$

schreiben. A besitzt die Eigenwerte $\lambda_1 = -v$ und $\lambda_2 = v$ und die Eigenvektoren

$$\vec{r}_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}, \quad \vec{r}_2 = \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}.$$

Die Lösung des Riemann-Problems links von der Charakteristik $dx/dt = \lambda_1$ ist der

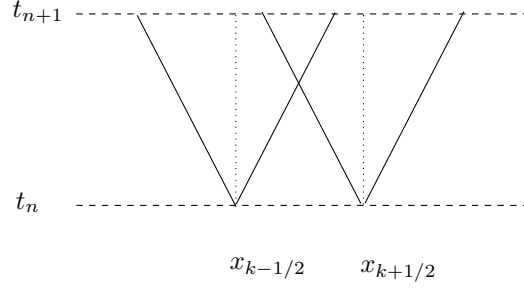


Abb. 5.4: Die exakte Lösung $\vec{Q}^n(x, t)$ ist für $t_n < t < t_{n+1}$ konstant an den Zellgrenzen $x_{k+1/2}$, falls das Überlagerungsintervall der Lösungen von Riemann-Problemen weniger als eine Zelllänge Δx beträgt.

Zustand \vec{q}_k^n , rechts von der Charakteristik $dx/dt = \lambda_2$ ist der Zustand \vec{q}_{k+1}^n . Aus der linearen Unabhängigkeit der Eigenvektoren folgt, daß \vec{q}_k^n und \vec{q}_{k+1}^n entwickelt werden können gemäß

$$\vec{q}_k^n = \alpha_1 \vec{r}_1 + \alpha_2 \vec{r}_2, \quad \vec{q}_{k+1}^n = \beta_1 \vec{r}_1 + \beta_2 \vec{r}_2.$$

Zwischen den Charakteristiken (siehe Abb. 4.3) ist die Lösung gegeben durch

$$\vec{Q}^*(\vec{q}_k^n, \vec{q}_{k+1}^n) = \beta_1 \vec{r}_1 + \alpha_2 \vec{r}_2 = \vec{q}_k^n + (\alpha_2 - \beta_2) \vec{r}_2 = \vec{q}_{k+1}^n - (\alpha_1 - \beta_1) \vec{r}_1.$$

Mit $R = (\vec{r}_1, \vec{r}_2)$, ferner

$$\Lambda^+ := \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & v \end{pmatrix}, \quad \Lambda^- := \begin{pmatrix} -v & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

sowie

$$A^+ := R \Lambda^+ R^{-1}, \quad A^- := R \Lambda^- R^{-1}$$

erhalten wir

$$F(\vec{q}_k^n, \vec{q}_{k+1}^n) = A \vec{q}_k^n + A^-(\vec{q}_{k+1}^n - \vec{q}_k^n) = A \vec{q}_{k+1}^n - A^+(\vec{q}_{k+1}^n - \vec{q}_k^n).$$

Kombiniert man diese Ausdrücke, dann erhält man

$$\vec{q}_k^{n+1} = \vec{q}_k^n - \frac{\Delta t}{\Delta x} [A^-(\vec{q}_{k+1}^n - \vec{q}_k^n) + A^+(\vec{q}_k^n - \vec{q}_{k-1}^n)].$$

5.2.2 DIE CFL-BEDINGUNG

Die Wahl des Zeitschrittes Δt muß so getroffen werden, daß die Lösungen der Riemann-Probleme an den Zellgrenzen $x_{k-1/2}$ und $x_{k+1/2}$ sich für $t_n < t < t_{n+1}$ nicht überlagern (siehe Abb. 4.4). Es muß also in unserem Fall

$$\frac{\Delta t}{\Delta x} v \leq 1$$

erfüllt werden. Diese Bedingung ist in der Numerik nach Courant, Friedrichs und Lewy als CFL-Bedingung bekannt.

6 AUSBLICK AUF DAS ZWEIDIMENSIONALE MODELL

Wir wollen in diesem abschließenden Kapitel näher auf das bereits in Abschnitt 2.2 betrachtete zweidimensionale Modell eingehen.

6.1 LINEARE STABILITÄT HOMOGENER LÖSUNGEN

Wie im Kapitel 2 beschrieben, erhält man aus dem zweidimensionalen Neuronalen-Feld-Modell näherungsweise das System

$$\begin{aligned}\psi(x, y, t) &= Lu(x, y, t), \\ \rho(x, y, t) &= f[u(x, y, t)], \\ \frac{1}{\omega_0} \psi_{ttt} + 3\psi_{tt} - \frac{3}{2}v^2 \Delta \psi + 3\omega_0 \psi_t + \omega_0^2 \psi &= \omega_0^2 \rho + \omega_0 \rho_t,\end{aligned}\tag{6.1}$$

wobei in der letzten Gleichung alle höheren Ableitungen vernachlässigt wurden.

Betrachtet man zeitunabhängige Lösungen, so gelten wie in einer Dimension

$$u(x, y) = \psi(x, y) \text{ und } \rho(x, y) = f[\psi(x, y)],$$

und das obige System reduziert sich auf die lineare elliptische Differentialgleichung

$$-\frac{3}{2}v^2 \Delta \psi + \omega_0^2 \psi = \omega_0^2 \rho.\tag{6.2}$$

Als homogene Lösungen $\psi_x = \psi_y \equiv 0$ erhalten wir wie im eindimensionalen Fall die Fixpunkte von f :

$$\psi = f(\psi).$$

Wir diskutieren zunächst die lineare Stabilität dieser Fixpunkte. Mit dem Ansatz

$$u(\vec{r}, t) = \psi_0 + \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} A(\vec{k}) e^{i\vec{k} \cdot \vec{r}} e^{\lambda(\vec{k})t} d\vec{k}$$

erhalten wir aus der exakten Modellgleichung

$$Lu(\vec{r}, t) = \frac{1}{2\pi\sigma^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-|\vec{r}-\vec{r}'|/\sigma} f\left[u\left(\vec{r}', t - \frac{|\vec{r}-\vec{r}'|}{v}\right)\right] d\vec{r}'\tag{6.3}$$

für die einzelnen Fouriermoden in linearer Näherung

$$P(\lambda(\vec{k}))A(\vec{k}) = \gamma \frac{1 + \frac{\lambda}{\omega_0}}{\left[\left(1 + \frac{\lambda}{\omega_0}\right)^2 + \sigma^2 k^2\right]^{3/2}} A(\vec{k}),$$

wobei $P(\lambda)$ das charakteristische Polynom von L und $\gamma = f'(\psi_0)$ sind. Für den Kern η_1 haben wir zum Beispiel $L_1 = 1 + \tau \partial_t$, und wir erhalten für die Eigenwerte $\lambda(\vec{k})$

$$(1 + \tau\lambda) [(\lambda + \omega_0)^2 + v^2 k^2]^{3/2} = \gamma \omega_0^2 (\omega_0 + \lambda).\tag{6.4}$$

Wir betrachten nun den Anstieg γ als Kontrollparameter und lassen diesen zwischen 0 und $\beta/4$ variieren. Wie im eindimensionalen Fall erhalten wir für $\gamma \rightarrow 0$ die Eigenwerte

$$\lambda_1 = -\frac{1}{\tau}, \quad \lambda_{2,3} = -\omega_0 \pm i v k,$$

also sind in diesem Grenzfall die Fixpunkte stabil. Wir lassen nun γ variieren und bekommen eine monotone Bifurkation ($\lambda = 0$) für

$$\gamma_c(\vec{k}) = (1 + \sigma^2 k^2)^{3/2}.$$

Der Vergleich mit dem eindimensionalen Fall (siehe Abschnitt 2.4.1) zeigt, daß die Erhöhung der Dimension qualitativ nichts ändert: Besitzt f einen Fixpunkt, so ist dieser stabil bezüglich einer monotonen Bifurkation. Bei drei Fixpunkten wird der mittlere instabil bezüglich der Fouriermoden

$$k^2 \leq \frac{f'(\psi_2)^{2/3} - 1}{\sigma^2}.$$

Die Diskussion einer Hopf-Bifurkation ($\lambda = i\omega$) ist wegen des gebrochenen Exponenten in (6.4) aufwendiger. Zur Vereinfachung beschränken wir uns auf

$$v^2 k^2 \ll \omega_0^2$$

und benutzen wieder die Näherung

$$[(\omega_0 + i\omega)^2 + v^2 k^2]^{3/2} \approx \omega_0^3 + 3i\omega\omega_0^2 - 3\omega^2\omega_0 - i\omega^3 + \frac{3}{2}\omega_0 v^2 k^2,$$

die auch bei der Herleitung von (6.1) verwendet wurde. Damit erhalten wir aus (6.4) durch Trennung von Real- und Imaginärteil

$$\begin{aligned} \omega_0^3 - 3\omega_0\omega^2 + \frac{3}{2}\omega_0 v^2 k^2 - 3\tau\omega_0^2\omega^2 + \tau\omega^4 &= \gamma_c\omega_0^3, \\ 3\omega_0^2\omega - \omega^3 + \tau\omega\omega_0^3 - 3\tau\omega_0\omega^3 + \frac{3}{2}\tau\omega\omega_0 v^2 k^2 &= \gamma_c\omega_0^2\omega. \end{aligned}$$

Aus der zweiten Gleichung folgt zunächst

$$\omega^2 = \frac{(3 - \gamma_c)\omega_0^2 + \tau\omega_0^3 + \frac{3}{2}\tau\omega_0 v^2 k^2}{1 + 3\tau\omega_0}.$$

Eingesetzt in die erste Gleichung liefert dies eine quadratische Gleichung für γ_c , die in der Form

$$\tau\omega_0\gamma_c + 2b_1(\tau\omega_0, \tau vk)\gamma_c + b_2(\tau\omega_0, \tau vk) = 0$$

geschrieben werden kann mit den Koeffizienten

$$b_1(\tau\omega_0, \tau vk) = 1 - \tau^2\omega_0^2 - \frac{3}{2}\tau^2 v^2 k^2$$

und

$$b_2(\tau\omega_0, \tau vk) = -8(1 + \tau\omega_0)^3 + \frac{3}{2} \frac{\tau^2 v^2 k^2}{\tau^2 \omega_0^2} [(1 + \tau\omega_0)^3 - 8\tau^3 \omega_0^3] + \frac{9}{4} \frac{\tau^4 v^4 k^4}{\tau\omega_0}.$$

Für den kritischen Wert γ_c erhalten wir

$$\gamma_c = \frac{1}{\tau\omega_0} \left(-b_1 \pm \sqrt{\Delta} \right)$$

mit

$$\Delta(\tau\omega_0, \tau vk) = (1 + 3\tau\omega_0)^2 \left[(1 + \tau\omega_0)^2 + \frac{3}{2} \frac{\tau^2 v^2 k^2}{\tau\omega_0} (\tau\omega_0 - 1) \right].$$

Da wir $v^2 k^2 \ll \omega_0^2$ vorausgesetzt haben und es weiterhin

$$\left| \frac{\tau\omega_0(\tau\omega_0 - 1)}{(1 + \tau\omega_0)^2} \right| \leq 1$$

gilt, erhalten wir aus der letzten Gleichung

$$\sqrt{\Delta} \approx (1 + 3\tau\omega_0) \left[1 + \tau\omega_0 + \frac{3}{4} \frac{\tau^2 v^2 k^2 (\tau\omega_0 - 1)}{\tau\omega_0 (1 + \tau\omega_0)} \right]$$

und schließlich die positive Wurzel

$$\gamma_c = 4(\tau\omega_0 + 1) + \frac{3}{4} \tau^2 v^2 k^2 \frac{5\tau^2 \omega_0^2 - 1}{\tau^2 \omega_0^2 (1 + \tau\omega_0)}.$$

Für $\tau\omega_0 > 1/\sqrt{5}$ erhalten wir qualitativ dasselbe Verhalten, wie im eindimensionalen Fall: Für feste Parameterwerte hat die Kurve $\gamma_c(k^2)$ ein positives Minimum bei $k^2 = 0$. Ein homogener Fixpunkt kann unter der Bedingung

$$\beta > 16(1 + \tau\omega_0)$$

instabil werden. Für $\tau\omega_0 < 1/\sqrt{5}$ hingegen ist die Kurve $\gamma_c(k^2)$ für kleine Werte von k^2 monoton fallend. Da aber für $\gamma = 0$ alle Eigenwerte λ des Problems negativen Realteil haben, muß die Kurve $\gamma_c(k^2)$ jedoch ein positives Minimum besitzen, der einer Hopf-Bifurkation bei einem endlichen Wert von k^2 entspricht. Dieser Wert läßt sich in der obigen Näherung ($v^2 k^2 \ll \omega_0^2$) nicht bestimmen.

Zusammenfassend erhalten wir dasselbe qualitative Verhalten wie im eindimensionalen Fall, was die lineare Stabilität der Fixpunkte betrifft. Die einzige Ausnahme erhält man für $\tau\omega_0 < 1/\sqrt{5}$, wenn bei dem zweidimensionalen System eine Hopf-Instabilität bei einem endlichen k^2 -Wert entstehen kann. In diesem Bereich läßt sich die Modellgleichung nicht mehr durch das PDG-System (6.1) hinreichend gut approximieren, weil die lineare Stabilität der homogenen Fixpunkte unterschiedliche Ergebnisse für die Integralgleichung und das PDG-System liefert. Dies war auch zu erwarten, denn bei der Herleitung von (6.1) wurden höhere Zeitableitungen vernachlässigt, die bei einer oszillatorischen Lösung natürlich eine Rolle spielen.

6.2 BEISPIEL FÜR DIE DYNAMIK EINER EINFACHEN GRENZE

Zum Schluß wollen wir in einem Spezialfall die Dynamik einer einfachen Grenze (ein Kreis) zwischen angeregten und nicht-angeregten Punkten des neuronalen Feldes

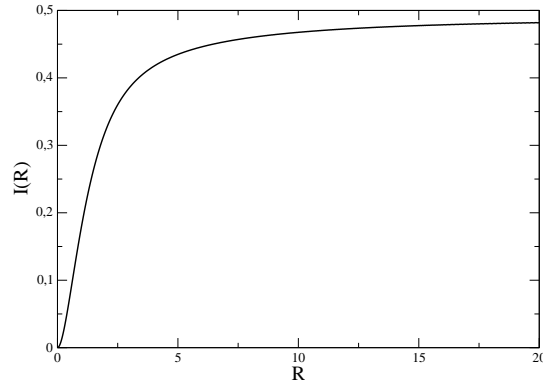


Abb. 6.1: Dargestellt wurde das Ergebnis des Integrals in (6.5) für verschiedene Werte von R .

diskutieren. Hierzu betrachten wir die Modellgleichung (6.3) im Grenzfall $\beta \rightarrow \infty$, $v \rightarrow \infty$ und für $L = 1 + \tau \partial_t$. Wir haben also

$$\partial_t u(\vec{r}, t) = -\tau u(\vec{r}, t) + \frac{1}{2\pi\sigma^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-|\vec{r}-\vec{r}'|/\sigma} \Theta[u(\vec{r}', t) - h] d\vec{r}'.$$

Da Zeit und Ort frei skalierbar sind, setzen wir $\tau = \sigma = 1$ und haben damit nur noch die Schwelle h als Parameter.

Wir betrachten folgende Anfangsverteilung:

$$u(\vec{r}, 0) \begin{cases} \geq h & \text{für } |\vec{r}| \leq R \\ < h & \text{sonst} \end{cases}.$$

Das angeregte Gebiet stellt somit eine Kreisscheibe vom Radius R dar. Wir wollen nun das Vorzeichen von $\partial_t u(\vec{r}_0, 0)$ für einen beliebigen Punkt \vec{r}_0 des Randes bestimmen. Für diesen gilt

$$\partial_t u(\vec{r}_0, 0) = -h + \frac{1}{2\pi} \int_0^R \int_0^{2\pi} e^{-\sqrt{R^2+r^2-2Rr\cos\varphi}} r dr d\varphi. \quad (6.5)$$

Das Integral auf der rechten Seite (siehe Bild 5.1) nimmt Werte zwischen 0 (bei $R = 0$) und $1/2$ (bei $R \rightarrow \infty$) an. Damit gilt für alle $h > 1/2$

$$\partial_t u(\vec{r}_0, 0) < 0,$$

also verschiebt sich die Grenze des angeregten Gebietes nach Innen, und der Radius R nimmt ab. Für $h < 1/2$ hängt das Vorzeichen von $\partial_t u(\vec{r}_0, 0)$ von R ab: Sei der kritische Wert R_0 definiert durch

$$I(R_0) = h.$$

Ist der Radius des angeregten Gebietes größer als R_0 , dann haben wir $\partial_t u(\vec{r}_0, 0) > 0$, also verschiebt sich die Grenze nach Außen. Für $R < R_0$ hingegen schrumpft das angeregte Gebiet zusammen. Bei $R = R_0$ bleibt der Radius konstant.

Wird das Feld zum Beispiel als Folge einer netzfremden Synapse in den angeregten Zustand versetzt, so kann sich die Anregung nur dann zu den Nachbarregionen ausbreiten, wenn die Schwelle h hinreichend klein und die räumliche Ausdehnung des angeregten Gebietes groß genug ist. Es spielt dabei keine Rolle, welche Werte die Depolarisation $u(\vec{r}, t)$ im angeregten Gebiet annimmt, solange diese über der Schwelle h liegen. Wir erhalten also dasselbe Verhalten wie im eindimensionalen Fall, das sich durch die Kapitel 4 vorgestellte Potentialdynamik erklären läßt.

ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit betrachteten wir ein Neuronales-Feld-Modell mit nichtlokaler und retardierter Wechselwirkung. Der Übergang vom Integralmodell zum PDG-Modell wurde für verschiedene Integrationskerne und Raumdimensionen im Kapitel 2 durchgeführt. Es zeigte sich, daß für exponentiell abfallende Kerne

$$w(\vec{r} - \vec{r}') \sim e^{-|\vec{r} - \vec{r}'|}$$

in zwei Raumdimensionen, anders wie in einer und drei Raumdimensionen, kein exaktes PDG-Modell abgeleitet werden kann. In drei Raumdimensionen erhielten wir eine neue Gleichung

$$(\psi_{tt} - v^2 \Delta \psi + 2\omega_0 \psi_t + \omega_0^2 \psi)^2 = (\omega_0^2 + \omega_0 \partial_t) \rho(\vec{r}, t),$$

die sich von dem in [Ji1] hergeleiteten eindimensionalen Analogon nur durch das Auftreten des Quadrates auf der linken Seite unterscheidet. Während das ursprüngliche Integralmodell nicht-lokal und retardiert ist, ist die obige Gleichung lokal in Raum und Zeit, was von Vorteil für eine numerische Simulation des Modells ist.

Die weiteren Ergebnisse der Arbeit betreffen die eindimensionale Gleichung

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^{\infty} \eta(t - t') w(x - x') f \left[u \left(x', t' - \frac{|x - x'|}{v} \right) \right] dx' dt'.$$

In Kapitel 3 wurden neue Lösungen in Form von laufenden Pulsen für das spezielle Modell mit

$$\eta_1(t) = e^{-t} \Theta(t), \quad w(x) = \frac{1}{2} e^{-|x|}, \quad f(u) = \Theta(u - h)$$

durch einen direkten Ansatz in der Integralgleichung konstruiert. Dabei existieren für diese Wahl zwei stabile Fixpunkte der Modellgleichung: $u \equiv 0$ (Ruhezustand) und $u \equiv 1$ (angeregter Zustand).

Das anschließend vorgestellte numerische Experiment zeigt einen möglichen Entstehungsmechanismus der Pulse und Fronten. Wir untersuchten dabei die Entwicklung einer lokalen Störung des stabilen Ruhezustands. Die Simulationen zeigten, daß die räumliche Ausdehnung dieser Störung darüber entscheidet, ob für $t \rightarrow \infty$ der Ruhezustand oder der angeregte Zustand erreicht wird: Für große Ausdehnungen bilden sich zwei Fronten, die auseinander laufen. Dadurch wächst die Ausdehnung des angeregten Intervalls und der homogene Zustand $u \equiv 1$ wird für $t \rightarrow \infty$ erreicht. Ist diese Ausdehnung hinreichend klein, dann wird der Ruhezustand $u \equiv 0$ angestrebt. Dies kann auf zwei Weisen passieren: Für hinreichend kleine Werte der axonalen Leitungsgeschwindigkeit v bilden sich zwei Pulse, die gedämpft auseinander laufen. Ist diese Geschwindigkeit größer als ein kritischer Wert, der von der Schwelle h abhängig ist, dann wird der Ruhezustand direkt angestrebt, indem die anfängliche Störung einfach abnimmt, aber ihre räumliche Position sich nicht ändert.

Die Bildung von laufenden Pulsen aus einer anfänglichen Störung des Grundzustandes ist also ein Effekt der Retardierung, der nur bei hinreichend kleinen Werten der axonalen Leitungsgeschwindigkeit auftritt.

Das oben beschriebene numerische Experiment wurde auch für einen weiteren Kern

$$\eta_2(t) = te^{-t}\Theta(t)$$

durchgeführt. Es zeigte sich, daß der zeitliche Integrationskern wenig Einfluß auf das qualitative Verhalten der Störung hat. In diesem Fall wurde jedoch der Ruhezustand bei Bildung zweier Pulse schneller erreicht, da die Dämpfung der Pulse stärker war.

Schließlich wurde auch das Modell mit der Frequenzfunktion

$$f(u) = \frac{1}{1 + \exp[-\beta(u - h)]}$$

untersucht, die im Grenzfall $\beta \rightarrow \infty$ der obigen Θ -Funktion entspricht. Auch für endliche Werte von β wurde die Bildung von Pulsen und Fronten beobachtet, wobei die Dämpfung der Pulse stärker als im Falle $\beta \rightarrow \infty$ war.

Der vorgestellte Entstehungsmechanismus der laufenden Wellen zeigt, daß eine lokale, äußere Stimulierung eines neuronalen Netzes mit retardierter Wechselwirkung auf zwei verschiedene Arten zur Ausbreitung von Aktivität zu den Nachbarregionen führen kann, nämlich durch Bildung laufender Fronten oder Pulse.

Sowohl die Ausbreitungsrichtung einer Front, als auch die Tatsache, daß ein angeregtes Gebiet eine Mindestgröße haben muß, damit sich die Anregung zu den Nachbarregionen ausbreiten kann, lassen sich durch die in Kapitel 4 vorgestellte Potentialdynamik erklären. Es wurde gezeigt, daß jede Lösung der Neuronalen-Feld-Gleichung im nicht-retardierten Fall und für exponentiellen synaptischen Kern, sich derart entwickelt, daß ein Energiefunktional minimiert wird. Dieses hat die Struktur eines nicht-lokalen Ginzburg-Landau Funktional. Die Frage bleibt offen, ob ein entsprechendes Funktional auch für die retardierte Gleichung zu finden ist.

ANHANG

A.1 FOURIER - DARSTELLUNGEN GREENSCHER FUNKTIONEN

In diesem Abschnitt berechnen wir die Fourier - Darstellung

$$\tilde{G}_d(\vec{k}, \omega) = \int_{\mathbb{R}^{d+1}} G_d(\vec{r}, t) e^{-i(\vec{k} \cdot \vec{r} + \omega t)} d\vec{r} dt$$

der in Kapitel 2 definierten Greenschen Funktionen

$$G_d(\vec{r}, t) = \delta\left(t - \frac{r}{v}\right) w(r)$$

für verschiedene Raumdimensionen d und Kerne w .

Wir betrachten zuerst normierte, exponentiell abfallende Kerne

$$w(r) = \frac{1}{N_d} e^{-r/\sigma},$$

wobei die Normierungskonstante N_d dimensionsabhängig ist.

In einer Raumdimension haben wir $N_1 = 2\sigma$ und

$$\begin{aligned} \tilde{G}_1(k, \omega) &= \int_{\mathbb{R}^2} G_1(x, t) e^{-i(kx + \omega t)} dx dt \\ &= \frac{1}{2\sigma} \int_{\mathbb{R}^2} \delta\left(t - \frac{|x|}{v}\right) e^{-i(kx + \omega t)} e^{-|x|/\sigma} dx dt \\ &= \frac{1}{2\sigma} \int_{-\infty}^{\infty} \exp\left\{-\left[\frac{|x|}{\sigma} + i\left(kx + \omega \frac{|x|}{v}\right)\right]\right\} dx \\ &= \frac{1}{\sigma} \int_0^{\infty} \exp\left[-\left(\frac{x}{\sigma} + i\omega \frac{x}{v}\right)\right] \cos(kx) dx \\ &= \frac{1}{\sigma} \frac{\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}}{\left(\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}\right)^2 + k^2}. \end{aligned}$$

Schließlich bekommen wir mit der Notation $\omega_0 = v/\sigma$ für die eindimensionale Greensche Funktion die Fourierdarstellung

$$\tilde{G}_1(k, \omega) = \frac{1 + i\frac{\omega}{\omega_0}}{\left(1 + i\frac{\omega}{\omega_0}\right)^2 + \sigma^2 k^2}. \quad (\text{A.1})$$

Für das zweidimensionale System haben wir $N_2 = 2\pi\sigma^2$, und wir erhalten für das Integral unter Verwendung von Zylinderkoordinaten (x -Achse in Richtung von \vec{k}):

$$\begin{aligned}
\tilde{G}_2(\vec{k}, \omega) &= \frac{1}{2\pi\sigma^2} \int_{\mathbb{R}^3} \delta\left(t - \frac{r}{v}\right) \exp\left(-\frac{r}{\sigma}\right) \exp[-i(\vec{k} \cdot \vec{r} + \omega t)] d\vec{r} dt \\
&= \frac{1}{2\pi\sigma^2} \int_{\mathbb{R}^2} \exp\left\{-\left[i\vec{k} \cdot \vec{r} + \left(\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}\right)r\right]\right\} d\vec{r} \\
&= \frac{1}{2\pi\sigma^2} \int_0^\infty \int_0^{2\pi} \exp\left\{-\left[ikr \cos\varphi + \left(\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}\right)r\right]\right\} r dr d\varphi \\
&= \frac{1}{2\pi\sigma^2} \int_0^{2\pi} \frac{d\varphi}{\left(\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v} + i k \cos\varphi\right)^2} \\
&= \frac{1}{\sigma^2} \frac{\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}}{\left[\left(\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}\right)^2 + k^2\right]^{3/2}}
\end{aligned}$$

und mit $\omega_0 = v/\sigma$ schließlich

$$\tilde{G}_2(k_x, k_y, \omega) = \frac{1 + i\frac{\omega}{\omega_0}}{\left[\left(1 + i\frac{\omega}{\omega_0}\right)^2 + \sigma^2(k_x^2 + k_y^2)\right]^{3/2}}. \quad (\text{A.2})$$

In drei Raumdimensionen ist $N_3 = 8\pi\sigma^3$ und wir berechnen das Integral unter Verwendung von Kugelkoordinaten. Dabei wird die z -Achse in Richtung von \vec{k} gewählt. Wir erhalten also

$$\begin{aligned}
\tilde{G}_3(\vec{k}, \omega) &= \frac{1}{8\pi\sigma^3} \int_{\mathbb{R}^4} \delta\left(t - \frac{r}{v}\right) \exp\left(-\frac{r}{\sigma}\right) \exp[-i(\vec{k} \cdot \vec{r} + \omega t)] d\vec{r} dt \\
&= \frac{1}{8\pi\sigma^3} \int_{\mathbb{R}^3} \exp\left\{-\left[i\vec{k} \cdot \vec{r} + \left(\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}\right)r\right]\right\} d\vec{r} \\
&= \frac{1}{8\pi\sigma^3} \int_0^\infty \int_0^\pi \int_0^{2\pi} \exp\left[-\left(ikr \cos\theta + \frac{r}{\sigma} + i\frac{\omega r}{v}\right)\right] r^2 dr \sin\theta d\theta d\varphi \\
&= \frac{1}{4\sigma^3} \int_0^\pi \int_0^{2\pi} \exp\left\{-\left[ikr \cos\theta + \left(\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}\right)r\right]\right\} r^2 dr \sin\theta d\theta \\
&= \frac{1}{2\sigma^3 k} \int_0^\infty \exp\left\{-\left(\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}\right)r\right\} \sin(kr) r dr \\
&= \frac{1}{\sigma^3} \frac{\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}}{\left[\left(\frac{1}{\sigma} + i\frac{\omega}{v}\right)^2 + k^2\right]^2},
\end{aligned}$$

und in der obigen Notation gilt

$$\tilde{G}_3(k_x, k_y, k_z, \omega) = \frac{1 + i \frac{\omega}{\omega_0}}{\left[\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0}\right)^2 + \sigma^2(k_x^2 + k_y^2 + k_z^2) \right]^2}. \quad (\text{A.3})$$

Als nächstes betrachten wir die normierte „Hexenhut“-Funktion

$$w(r) = \frac{1}{N} \left(1 - \frac{r}{r_0}\right) e^{-r/\sigma}$$

in einer Raumdimension. Wir haben $N = 2\sigma \left(1 - \frac{\sigma}{r_0}\right)$, und die Fourier-Transformierte der Greenschen Funktion berechnet sich als

$$\begin{aligned} \tilde{G}(k, \omega) &= \frac{1}{N} \int_{\mathbb{R}^2} \delta\left(t - \frac{|x|}{v}\right) e^{-i(kx + \omega t)} \left(1 - \frac{|x|}{r_0}\right) e^{-|x|/\sigma} dx dt \\ &= \frac{1}{N} \int_{-\infty}^{\infty} \left(1 - \frac{|x|}{r_0}\right) \exp\left\{-\left[\frac{|x|}{\sigma} + i\left(kx + \omega \frac{|x|}{v}\right)\right]\right\} dx \\ &= \frac{2}{N} \int_0^{\infty} \exp\left[-\left(\frac{x}{\sigma} + i\omega \frac{x}{v}\right)\right] \cos(kx) \left(1 - \frac{x}{r_0}\right) dx \\ &= \frac{2}{N} \left\{ \frac{\frac{1}{\sigma} + i \frac{\omega}{v}}{\left(\frac{1}{\sigma} + i \frac{\omega}{v}\right)^2 + k^2} - \frac{1}{r_0} \frac{\left(\frac{1}{\sigma} + i \frac{\omega}{v}\right)^2 - k^2}{\left[\left(\frac{1}{\sigma} + i \frac{\omega}{v}\right)^2 + k^2\right]^2} \right\}. \end{aligned}$$

Mit der vorherigen Notation ist schließlich

$$\tilde{G}(k, \omega) = \frac{1}{1 - \frac{\sigma}{r_0}} \left\{ \frac{1 + i \frac{\omega}{\omega_0}}{\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0}\right)^2 + \sigma^2 k^2} - \frac{\sigma}{r_0} \frac{\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0}\right)^2 - \sigma^2 k^2}{\left[\left(1 + i \frac{\omega}{\omega_0}\right)^2 + \sigma^2 k^2\right]^2} \right\}. \quad (\text{A.4})$$

A.2 INTEGRATIONSKERNE FÜR LAUFENDE WELLEN

Für laufende Wellen $u(x, t) =: \tilde{u}(x - ct)$ reduziert sich das Modell (1.2) auf

$$\tilde{u}(z) = \int_{-\infty}^{\infty} k(z - y) f(\tilde{u}(y)) dy$$

mit (vgl. (3.1))

$$k(x) = \int_0^{\infty} \eta(s) \tilde{w}(x + cs) ds.$$

1. Wir berechnen k für $\eta_1(s) = e^{-s}\Theta(s)$ und $w(x) = e^{-|x|}$. Dabei soll $c < v$ gelten. Für $x \geq 0$ folgt für den Integrationsbereich $s \geq 0$ auch $x + cs \geq 0$, also

$$\begin{aligned} k(x) &= \frac{1}{1 - c/v} \exp\left(-\frac{x}{1 - c/v}\right) \int_0^\infty e^{-s} \exp\left(-\frac{cs}{1 - c/v}\right) ds, \\ &= \frac{v}{v - c} \exp\left(-\frac{vx}{v - c}\right) \frac{v - c}{v - c + vc} \\ &= \frac{v}{v - c + vc} e^{-vx/(v-c)}. \end{aligned}$$

Für $x < 0$ berechnet sich k als

$$\begin{aligned} k(x) &= \frac{1}{1 + c/v} \exp\left(\frac{x}{1 + c/v}\right) \int_0^{-x/c} e^{-s} \exp\left(\frac{cs}{1 + c/v}\right) ds \\ &\quad + \frac{1}{1 - c/v} \exp\left(-\frac{x}{1 - c/v}\right) \int_{-x/c}^\infty e^{-s} \exp\left(-\frac{cs}{1 - c/v}\right) ds \\ &= \frac{v}{v + c - vc} \left[\exp\left(\frac{vx}{v + c}\right) - \exp\left(\frac{x}{c}\right) \right] \\ &\quad + \frac{v}{v - c + vc} \exp\left(\frac{x}{c}\right) \\ &= \left(\frac{v}{v - c + vc} - \frac{v}{v + c - vc} \right) e^{x/c} + \frac{v}{v + c - vc} e^{vx/(v+c)}. \end{aligned}$$

2. Für den zweiten Kern $\eta_2(s) = se^{-s}\Theta(s)$ erhalten wir für $x < 0$

$$\begin{aligned} k(x) &= \frac{1}{1 + c/v} \exp\left(\frac{x}{1 + c/v}\right) \int_0^{-x/c} se^{-s} \exp\left(\frac{cs}{1 + c/v}\right) ds \\ &\quad + \frac{1}{1 - c/v} \exp\left(-\frac{x}{1 - c/v}\right) \int_{-x/c}^\infty se^{-s} \exp\left(-\frac{cs}{1 - c/v}\right) ds \\ &= \frac{v(v + c)}{(v + c - vc)^2} \left\{ \exp\left(\frac{xv}{v + c}\right) - \left[1 - \frac{v + c - vc}{c(v + c)} x \right] \exp\left(\frac{x}{c}\right) \right\} \\ &\quad + \frac{v(v - c)}{(v - c + vc)^2} \left[1 - \frac{v - c + vc}{c(v - c)} x \right] \exp\left(\frac{x}{c}\right) \\ &= \frac{v(v + c)}{(v + c - vc)^2} \exp\left(\frac{xv}{v + c}\right) + \exp\left(\frac{x}{c}\right) \times \\ &\quad \times \left\{ \frac{v(v - c)}{(v - c + vc)^2} - \frac{v(v + c)}{(v + c - vc)^2} + \frac{x}{c} \left[\frac{v}{v + c - vc} - \frac{v}{v - c + vc} \right] \right\} \end{aligned}$$

und für $x \geq 0$

$$\begin{aligned} k(x) &= \frac{1}{1-c/v} \exp\left(-\frac{x}{1-c/v}\right) \int_0^\infty s e^{-s} \exp\left(-\frac{cs}{1-c/v}\right) ds, \\ &= \frac{v(v-c)}{(v-c+vc)^2} \exp\left(-\frac{vx}{v-c}\right). \end{aligned}$$

A.3 KOMPLEMENTÄRE LÖSUNGEN IN DEM Θ -MODELL

Sei $\tilde{u}(x, t)$ eine Lösung von (3.2), die einem festen Wert des Parameters \tilde{h} mit $\tilde{h} < 1$ entspricht. Für die lineare Transformierte

$$u(x, t) := 1 - \tilde{u}(x, t)$$

gelten

$$\tilde{u}(x, t) > \tilde{h} \Leftrightarrow u(x, t) < 1 - \tilde{h},$$

$$\tilde{u}(x, t) < \tilde{h} \Leftrightarrow u(x, t) > 1 - \tilde{h},$$

also folgt

$$\Theta[\tilde{u}(x, t) - \tilde{h}] = 1 - \Theta[u(x, t) - (1 - \tilde{h})].$$

Für $u(x, t)$ bekommt man damit aus der Modellgleichung

$$\begin{aligned} u(x, t) &= 1 - \frac{1}{2} \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^\infty e^{t'-t} e^{-|x-x'|} \Theta[\tilde{u}(\dots) - \tilde{h}] dt' dx' \\ &= 1 - 1 + \frac{1}{2} \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^\infty e^{t'-t} e^{-|x-x'|} \Theta[u(\dots) - (1 - \tilde{h})] dt' dx' \\ &= \frac{1}{2} \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^\infty e^{t'-t} e^{-|x-x'|} \Theta[u(\dots) - h] dt' dx', \end{aligned}$$

wobei $h := 1 - \tilde{h}$ gesetzt wurde. Damit hat man zum neuen Parameterwert h durch die obige Transformation auch eine Lösung gefunden. Weiterhin gelten

$$\tilde{h} > 1/2 \Leftrightarrow h < 1/2,$$

$$\tilde{h} < 1/2 \Leftrightarrow h > 1/2.$$

A.4 AUSBREITUNGSRICHTUNG EINER FRONT

Die folgende Bemerkung über das Vorzeichen der Ausbreitungsgeschwindigkeit einer monoton wachsenden Front entnehmen wir [Er2].

Wir wählen $\eta = e^{-s}\Theta(s)$, $v = \infty$ und bezeichnen mit $u_{-\infty}$ und $u_{+\infty}$ die zwei stabilen

Fixpunkte des Problems. Weiterhin nehmen wir an, daß eine laufende Front existiert, die die zwei Fixpunkte monoton verbindet, d.h.

$$u(x, t) = u(x - ct)$$

ist monoton wachsend mit

$$u(-\infty) = u_{-\infty}, \quad u(+\infty) = u_{+\infty}$$

und löst die Modellgleichung

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^{\infty} \eta(t - t') w(x - x') f[u(x', t')] dt' dx',$$

die weiterhin durch Differentiation nach t und Einführung der Koordinaten $z = x - ct$, $z' = x' - ct$ und $s = t - t'$ in der Form

$$-cu'(z) = -u(z) + \int_{-\infty}^{\infty} w(z - z') f[u(z')] dz'$$

geschrieben werden kann. Wir nehmen an, daß $f[u]$ differenzierbar ist. Diese Annahme schließt den Grenzfall $\beta \rightarrow \infty$ aus. Wir multiplizieren die letzte Gleichung mit $u'f'[u]$ und erhalten aus der Normierbarkeit von w

$$-cu'^2 f'[u] = \{-u + f[u]\} f'[u] u' + \int_{-\infty}^{\infty} w(z - z') \{f[u(z')] - f[u(z)]\} f'[u(z)] u'(z) dz'.$$

Durch Integration folgt weiter

$$\begin{aligned} -c \int_{-\infty}^{\infty} u'^2 f'[u(z)] dz &= \int_{u_{-\infty}}^{u_{+\infty}} \{-u + f[u]\} f'[u] du \\ &+ \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(z - z') \{f[u(z')] - f[u(z)]\} f'[u(z)] u'(z) dz' dz. \end{aligned}$$

Im Doppelintegral kann die Rolle der Variablen z und z' vertauscht werden, da w als symmetrisch angenommen wird. Wir haben also

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(z - z') \{f[u(z')] - f[u(z)]\} f'[u(z)] u'(z) dz' dz &= \\ \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(z - z') \{f[u(z)] - f[u(z')]\} f'[u(z')] u'(z') dz dz' &=: I \end{aligned}$$

und erhalten durch Summation

$$I = \frac{1}{2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(z - z') \{f[u(z')] - f[u(z)]\} \{f'[u(z)] u'(z) - f'[u(z')] u'(z')\} dz' dz.$$

Mit $z - z' = \xi$ folgt weiter in den Variablen z und ξ

$$I = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(\xi) \{f[u(z - \xi)] - f[u(z)]\} \{f'[u(z)]u'(z) - f'[u(z - \xi)]u'(z - \xi)\} d\xi dz.$$

Wir integrieren zuerst nach z und erhalten $I = 0$. Damit bleibt uns

$$-c \int_{-\infty}^{\infty} u'^2 f'[u(z)] dz = \int_{u_{-\infty}}^{u_{+\infty}} \{-u + f[u]\} f'[u] du.$$

Weiterhin gilt

$$\int_{u_{-\infty}}^{u_{+\infty}} \{-u + f[u]\} \{f'[u] - 1\} du = \frac{1}{2} \{-u + f[u]\}^2 \Big|_{u_{-\infty}}^{u_{+\infty}} = 0,$$

da $u_{\pm\infty}$ nach Voraussetzung Fixpunkte von f sind. Insgesamt erhalten wir

$$-c \int_{-\infty}^{\infty} u'^2 f'[u(z)] dz = \int_{u_{-\infty}}^{u_{+\infty}} \{-u + f[u]\} du.$$

Weil das Integral auf der linken Seite positiv ist, folgt, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit c dasselbe Vorzeichen wie das Integral

$$\int_{u_{-\infty}}^{u_{+\infty}} \{u - f[u]\} du$$

annimmt.

Im obigen Beweis wurde der Fall $f[u] = \Theta[u - h]$ ausgeschlossen. Wir haben jedoch von der Ableitung $f'[u]$ nur unter dem Integral Gebrauch gemacht. Formell kann die Rechnung auch in diesem Fall mit

$$f'[u(z)] = \frac{\delta[z - u^{-1}(h)]}{u'(h)}$$

durchgeführt werden. Dabei ist die Inverse $u^{-1}(h)$ eindeutig definiert, da u nach Voraussetzung monoton wachsend ist.

Die explizit ausgerechneten Geschwindigkeiten aus 3.3.1 zeigen, daß die Aussage auch für $v < \infty$ gültig bleibt. Der Versuch, die obige Rechnung auf den Fall $v < \infty$ zu übertragen, scheitert jedoch an der Tatsache, daß die Symmetrie des räumlichen Integrationskerns nun nicht mehr vorhanden ist (vergleiche hierzu das Resultat aus 3.2).

A.5 VARIATION DES NICHT-LOKALEN GINZBURG-LANDAU FUNKTIONALS

Wir berechnen die Funktionalableitung

$$\frac{\delta F[\rho(x)]}{\delta \rho(y)} = \lim_{\epsilon \rightarrow 0} \frac{F[\rho(x) + \epsilon \delta(x - y)] - F[\rho(x)]}{\epsilon}$$

des in (4.1) definierten Funktional. Die Zeitvariable wird dabei unterdrückt. Es ist [Gel]

$$\begin{aligned} F[\rho(x) + \epsilon \delta(x - y)] &= \\ \frac{1}{4} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(x - x') [\rho(x) - \rho(x') + \epsilon \delta(x - y) - \epsilon \delta(x' - y)]^2 dx dx' &+ \\ + \int_{-\infty}^{\infty} W(\rho(x) + \epsilon \delta(x - y)) dx & \\ = F[\rho(x)] + \epsilon \left\{ \frac{1}{2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(x - x') [\rho(x) - \rho(x')] [\delta(x - y) - \delta(x' - y)] dx dx' + \right. & \\ \left. + \int_{-\infty}^{\infty} W'(\rho(x)) \delta(x - y) dx \right\} + O(\epsilon^2). & \end{aligned}$$

Damit folgt

$$\frac{\delta F[\rho(x)]}{\delta \rho(y)} = \int_{-\infty}^{\infty} w(x - y) [\rho(y) - \rho(x)] dx + W'(\rho(y)).$$

Da w normiert ist, und $W'(\rho) = f^{-1}(\rho) - \rho$, erhalten wir schließlich

$$\frac{\delta F[\rho(x)]}{\delta \rho(y)} = - \int_{-\infty}^{\infty} w(x - y) \rho(x) dx + f^{-1}(\rho(y)).$$

A.6 ENERGIE DER ANFANGSVERTEILUNG

Wir berechnen den nichtlokalen Anteil der Energie

$$F_1^0(\Delta) = \frac{1}{4} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(x - x') [\rho(x, 0) - \rho(x', 0)]^2 dx dx'.$$

für die Anfangsverteilung

$$\rho(x, 0) = \begin{cases} \rho_+, & \text{für } x \in [0, \Delta] \\ \rho_-, & \text{sonst} \end{cases}.$$

Sei $I = [0, \Delta]$. Es ist

$$F_1^0(\Delta) = \frac{1}{4} \left\{ \int_I \int_I \dots + \int_{\mathbb{R}-I} \int_{\mathbb{R}-I} \dots + \int_{\mathbb{R}-I} \int_I \dots + \int_I \int_{\mathbb{R}-I} \dots \right\}.$$

Die ersten beiden Doppelintegrale verschwinden, da hier $\rho(x, 0) - \rho(x', 0) = 0$ gilt. Für die anderen ist $[\rho(x, 0) - \rho(x', 0)]^2 = (\rho_+ - \rho_-)^2$ eine Konstante, und wir erhalten

$$F_1^0(\Delta) = \frac{1}{2}(\rho_+ - \rho_-)^2 \int_I \left\{ \int_{\mathbb{R}} w(x - x') dx' - \int_I w(x - x') dx' \right\} dx.$$

Da w normiert ist folgt weiter

$$F_1^0(\Delta) = \frac{1}{2}(\rho_+ - \rho_-)^2 \left\{ \Delta - \int_I \int_I w(x - x') dx' dx \right\}.$$

Mit $w(x - x') = e^{-|x-x'|/\sigma}/2\sigma$ erhalten wir für das letzte Integral

$$\begin{aligned} \frac{1}{2\sigma} \int_0^\Delta \int_0^\Delta e^{-|x-x'|/\sigma} dx dx' &= \frac{1}{2\sigma} \int_0^\Delta \left\{ \int_0^x e^{(x'-x)/\sigma} dx' + \int_x^\Delta e^{(x-x')/\sigma} dx' \right\} dx \\ &= \frac{1}{2} \int_0^\Delta \left\{ 2 - e^{-x/\sigma} - e^{(x-\Delta)/\sigma} \right\} dx \\ &= \Delta - \sigma + \sigma e^{-\Delta/\sigma} \end{aligned}$$

Insgesamt haben wir

$$F_1^0(\Delta) = \frac{\sigma}{2}(\rho_+ - \rho_-)^2(1 - e^{-\Delta/\sigma}).$$

LITERATUR

- [Ama] S. I. AMARI: *Dynamics of pattern formation in lateral-inhibition type neural fields*. Biol. Cybern. **27**, 77-87 (1977).
- [Bad] G. BADER: *Analyse und Numerik hyperbolischer Gleichungen der Strömungsmechanik*. Vorlesungsskript, BTU Cottbus, Sommersemester 2001.
- [Ba1] P. W. BATES, P. C. FIFE, X. REN, X. WANG: *Traveling waves in a convolution model for phase transitions*. Arch. Rational Mech. Anal. **138**, 105-136 (1997).
- [Ba2] P. W. BATES, A. CHMAJ: *An Integrodifferential Model for Phase Transitions: Stationary Solutions in Higher Space Dimensions*. J. Stat. Phys. **96(5/6)**, 1119-1139 (1999).
- [Be1] M. BESTEHORN: *Nichtlineare Dynamik und Strukturbildung*. Vorlesungsskript, BTU Cottbus, Sommersemester 2001.
- [Be2] M. BESTEHORN: *Strukturbildung durch Selbstorganisation in Flüssigkeiten und chemischen Systemen*. Verlag Harri Deutsch 1995.
- [Br1] P. C. BRESLOFF: *Traveling fronts and wave propagation failure in an inhomogeneous neural network*. Physica D **155**, 83-100 (2001).
- [Br2] P. C. BRESLOFF, S. COOMBES: *Traveling waves in chains of pulse - coupled integrate - and - fire oscillators with distributed delays*. Physica D **130**, 232-254 (1999).
- [Co1] S. COOMBES, P. C. BRESSLOFF: *Solitary waves in a model of dendritic cable with active spines*. SIAM J. Appl. Math. **61(2)**, 432-453 (2000).
- [Co2] S. COOMBES, G. J. LORD, M. R. OWEN: *Waves and bumps in neuronal networks with axo-dendritic synaptic interactions*. Physica D **178**, 219-241 (2003).
- [Co3] S. COOMBES, P. C. BRESSLOFF: *Saltatory waves in the spike - diffuse - spike model of active dendritic spines*. Phys. Rev. Lett. **91(2)**, 028102 (2003).
- [Co4] S. COOMBES, M. W. OWEN: *Bumps, breathers, and waves in a neural network with spike frequency adaptation*. Phys. Rev. Lett. **94**, 148102 (2005).
- [Co5] S. COOMBES: *Waves, bumps, and patterns in neural field theories*. Biol. Cybern. **93(2)**, 91-108 (2005).
- [Con] B. W. CONNORS, Y. AMITAI: *Generation of epileptic form discharges by local circuits in neocortex*. in P. A. Schwartzkroin (Ed.), *Epilepsy: Models, Mechanism and Concepts*, Cambridge University Press, Cambridge, 338-424 (1993).
- [Cow] J. D. COWAN: *History of concepts and techniques*. Intelligent Systems **3**, 375-400 (2004).
- [Eig] M. EIGEN: *Wie entsteht Information? - Prinzipien der Selbstorganisation in der Biologie*. In: *Berichte der Bunsen-Gesellschaft für Physikalische Chemie* **80**, 1059-1074 (1976).

- [En1] M. ENCULESCU, M. BESTEHORN: *Activity dynamics in nonlocal interacting neural fields*. Phys. Rev. E **67**, 041904 (2003).
- [En2] M. ENCULESCU: *A note on traveling fronts and pulses in a firing rate model of a neuronal network*. Physica D **196**, 362-386 (2004).
- [Er1] G. B. ERMENTROUT, J. D. COWAN: *A mathematical theory of visual hallucination patterns*. Biol. Cybern. **34**, 137-150 (1979).
- [Er2] G. B. ERMENTROUT, J. B. MCLEOD: *Existence and uniqueness of traveling waves for a neural network*. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh **123A**, 461-478 (1993).
- [Er3] G. B. ERMENTROUT, M. LEWIS: *Pattern formation in systems with one spatially distributed species*. Bulletin of Mathematical Biology **59**, 533-549 (1997).
- [Er4] G. B. ERMENTROUT: *The analysis of synaptically generated traveling waves*. J. Comput. Neurosci. **5**, 191-208 (1998).
- [Er5] G. B. ERMENTROUT: *Neural network as spatio-temporal pattern forming systems*. Rep. Prog. Phys. **61**, 353-430 (1998).
- [Gel] I. M. GELFAND, S. V. FOMIN: *Calculus of Variations*. Dover Publications, 1991.
- [Gia] G. GIACOMIN, J. L. LEBOWITZ: *Exact macroscopic description of phase segregation in model alloys with long range interactions*. Phys. Rev. Lett. **76(7)**, 1094-1097 (1996).
- [Go1] D. GOLOMB, Y. AMITAI: *Propagating neuronal discharges in neocortical slices: computational and experimental study*. J. Neurophysiol. **78**, 1199-1211 (1997).
- [Go2] D. GOLOMB, B. ERMENTROUT: *Continuous and lurching traveling pulses in neuronal networks with delay and spatially decaying connectivity*. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. **96**, 13480-13485 (1999).
- [Go3] D. GOLOMB, B. ERMENTROUT: *Bistability in pulse propagation in networks of excitatory and inhibitory populations*. Phys. Rev. Lett. **86** 4179-4182 (2001).
- [Go4] D. GOLOMB, B. ERMENTROUT: *Effects of delay on the type and velocity of traveling pulses in neuronal networks with spatially decaying connectivity*. Network: Comput. Neural Syst. **11** 221-246 (2000).
- [Gra] C. M. GRAY: *Synchronous oscillations in neuronal systems: mechanism and functions*. J. Comput. Neurosci. **1**, 11-38 (1992).
- [Ha1] H. HAKEN: *Synergetik: eine Einführung; Nichtgleichgewichts - Phasenübergänge und Selbstorganisation in Physik, Chemie und Biologie*. Springer-Verlag, 1990.
- [Ha2] H. HAKEN: *Advanced synergetics. Instability hierarchies of self-organizing systems and devices*. Springer-Verlag, 1983.
- [Ha3] H. HAKEN: *Brain dynamics. Synchronization and activity patterns in pulse-coupled neural nets with delays and noise*. Springer-Verlag, 2002.

- [Hah] W. HAHN, PETER WEIBEL (HRSG.): *Evolutionäre Symmetrietheorie. Selbstorganisation und dynamische Systeme*. S. Hirzel Wiss. Verl. - Ges., 1996.
- [Hu1] A. HUTT: *Methoden zur Untersuchung der Dynamik raumzeitlicher Signale*. MPI series in cognitive neuroscience **15**, 2001.
- [Hu2] A. HUTT, M. BESTEHORN, T. WENNEKERS: *Pattern formation in intracortical neuronal fields*. Network **14**, 351-368 (2003).
- [Ji1] V. K. JIRSA, H. HAKEN: *Field theory of electromagnetic brain activity*. Phys. Rev. Lett. **77**(5), 960-963 (1996).
- [Ji2] V. K. JIRSA, H. HAKEN: *A derivation of a macroscopic field theory of the brain from the quasi-microscopic neural dynamics*. Physica D **99**, 503-516 (1997).
- [Ji3] V. K. JIRSA, J. A. S. KELSO: *Spatiotemporal pattern formation in neural systems with heterogenous connection topologies*. Phys. Rev. E **62**, 8462-8465 (2000).
- [Ke1] J. A. S. KELSO, S. L. BRESSLER, S. BUCHANAN, G. C. DEGUZMAN, M. DING, A. FUCHS, T. HOLROYD: *A phase transition in human brain and behavior*. Phys. Lett. A **169**, 134-144 (1992).
- [Ke2] J. A. SCOTT KELSO: *Dynamic patterns. The self-organization of brain and behavior*. Massachusetts Institute of Technology, 1995.
- [Kim] U. KIM, T. BAL, D. A. MCCORMICK: *Spindle waves are propagating synchronized oscillations in the ferret LGNd in vitro*. J. Neurophysiol. **74**, 1301-1323 (1995).
- [Kno] R. KNOBEL: *An introduction to the mathematical theory of waves*. Student mathematical library, American Mathematical Society (2000).
- [Kon] D. KONDEPUDI, I. PRIGOGINE: *Modern thermodynamics.*, John Wiley and Sons Ltd, 1998.
- [Kri] E. P. KRISNER: *The link between integral equations and higher order ODE's*. Journal of mathematical Analysis and Applications **291**, 165-179 (2004).
- [La1] C. R. LAING, W. C. TROY, B. GUTKIN, G. ERMENTROUT: *Multiple bumps in a neuronal model of working memory*. SIAM J. Appl. Math. **63**, 62-97 (2002).
- [La2] C. R. LAING, W. C. TROY: *PDE methods for nonlocal models*. SIAM Journal of Applied Dynamical Systems **2**(3) 487-516 (2003).
- [LeV] R. J. LEVEQUE: *Numerical methods for conservation laws*. Birkhäuser Verlag, 1992.
- [Mil] R. MILES, R. D. TRAUB, R. K. S. WONG: *Spread of synchronous firing in longitudinal slices from the CA3 region of hippocampus*. J. Neurophysiol. **60**, 1481-1496 (1995).

- [Nic] G. NICOLIS: *Introduction to nonlinear science*. Cambridge University Press (1995).
- [Osa] R. OSAN, R. CURTU, J. RUBIN, B. ERMENTROUT: *Multiple-spike waves in a one-dimensional integrate-and-fire neural network*. J. Math. Biol. **48** 243-274 (2004).
- [Pen] R. PENROSE: *Schatten des Geistes. Wege zu einer neuen Physik des Bewußtseins*. Spektrum Verlag, 1995.
- [Pi1] D. J. PINTO, G. B. ERMENTROUT: *Spatially structured activity in synaptically coupled neuronal networks: I. Traveling fronts and pulses*. SIAM J. Appl. Math. **62**(1), 206-225 (2001).
- [Pi2] D. J. PINTO, G. B. ERMENTROUT: *Spatially structured activity in synaptically coupled neuronal networks: II. Lateral inhibition and standing pulses*. SIAM J. Appl. Math. **62**(1), 206-225 (2001).
- [Pri] I. PRIGOGINE: *The end of certainty*. Free Press, 1997.
- [Rei] J. REIDL: *Analytische Behandlung nichtlinearer Wellengleichungen magnetischer Gehirnaktivität*. Diplomarbeit, Stuttgart, 1996.
- [Ro1] P. A. ROBINSON, C. J. RENNIE, J. J. WRIGHT: *Propagation and stability of waves of electrical activity in the cerebral cortex*. Phys. Rev. E **56**, 826-840 (1997).
- [Ro2] P. A. ROBINSON, J. J. WRIGHT, C. J. RENNIE: *Synchronous oscillations in the cerebral cortex*. Phys. Rev. E **57**, 4578-4688 (1998).
- [Rob] D. ROBINSON (HRSG.): *Neurobiology*. Springer - Verlag, 1998.
- [Sch] E. SCHRÖDINGER: *Was ist Leben? Die lebende Zelle mit den Augen des Physikers betrachtet*. Piper Verlag, 2003.
- [Ta1] P. TASS: *Cortical pattern formation during visual hallucinations*. J. Biol. Phys. **21**, 177-210 (1995).
- [Ta2] P. TASS: *Oscillatory cortical activity during visual hallucinations*. J. Biol. Phys. **23**, 21-66 (1997).
- [Tim] N. W. TIMOFÉEFF, K. G. ZIMMER, M. DELBRÜCK: *Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur*. Nachrichten von der Gesellschaft für Wissenschaften zu Göttingen Fachgr. 6 N.F. 1. **13**, 190-245 (1935).
- [Wal] W. WALTER: *Gewöhnliche Differentialgleichungen*. Springer - Verlag, 2000.
- [Wil] H. R. WILSON, J. D. COWAN: *A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue*. Kybernetik **13**, 55-58 (1973).